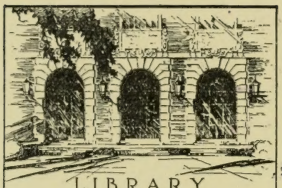

LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY
OF ILLINOIS
595.79
B83r
AUG 23 1950
BIOLOGY
NATURAL
HISTORY

Return this book on or before the **Latest Date** stamped below. A charge is made on all overdue books.

University of Illinois Library

OCT 7 1952
NOV 3 1952
DEC 2 1952
APR 16 1956
SEP 30 1963
OCT 21 1963
APR 06 1986

L161—H41

Die Raumorientierung der Ameisen

und das

Orientierungsproblem im allgemeinen

Eine kritisch-experimentelle Studie;
zugleich ein Beitrag zur Theorie der Mneme

Von

Dr. med. Rudolf Brun

Mit 51 Abbildungen im Text

> Transcendentale Hypothesen des speculativen Gebrauchs der Vernunft, und eine Freiheit, zur Ersetzung eines Mangels an physischen Erklärungsgründen sich allenfalls hyperphysischer zu bedienen, kann gar nicht gestattet werden, teils, weil die Vernunft dadurch gar nicht weiter gebracht wird, sondern vielmehr den ganzen Fortgang ihres Gebrauchs abschneidet, teils weil diese Licenz sie zuletzt um alle Früchte der Bearbeitung ihres eigentümlichen Bodens, nämlich der Erfahrung bringen müsste.
>
> Kant, Kritik der reinen Vernunft (Reclam, S. 589)

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1914

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Termitenleben auf Ceylon

Neue Studien zur Soziologie der Tiere.
Zugleich ein Kapitel kolonialer Forstentomologie.

Von

K. Escherich,

Dr. med. et phil. o. Professor der Zoologie an der Forstakademie Tharandt.

Mit einem systematischen Anhang mit Beiträgen von **A. Forel, Nils Holmgren, W. Michaelsen, F. Schimmer, F. Silvestri** und **E. Wasmann.**

Mit 3 Tafeln und 68 Abbildungen im Text.

1910. Preis: 6 Mark 50 Pf., geb. 7 Mark 50 Pf.

Inhalt: **Einleitung.** Die Reise. I. **Die Hügelbauer.** Die Termitenhügel. Die Hügelbewohner. Hügelgenese, Baumethode usw. — II. **Die Kartonfabrikanten.** Die „schwarze" oder die „Kot-Termite". Die Galerietermite. Die übrigen Eutermes. — III. **Verschiedene Beobachtungen und Versuche im Laboratorium usw.** Beobachtungen an Königinnen. Kämpfe. Versuche über Lichtempfindlichkeit. — IV. **Ökonomisches.**

Systematischer Anhang. I. Ceylon-Termiten. Von Nils Holmgren. — II. Ameisen von Ceylon. Von Prof. A. Forel. — III. Termitophile Coleopteren aus Ceylon. Von E. Wasmann, S. J. — IV. Myrmecophila Escherichi, eine neue termitophile Ameisengrille. Von Dr. F. Schimmer. — V. Beschreibung der von K. Escherich auf Ceylon gesammelten termitophilen Thysanuren, Myriapoden, sowie einer unbekannten mimetischen, termitophilen Coleopterenlarve. Von Prof. F. Silvestri. — VI. Notoscolex termiticola Mich. Von Prof. W. Michaelsen.

Naturw. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtschaft, 1911, Heft 7:

. . . Seiner scharfen Beobachtungsgabe ist es gelungen, eine Reihe von Tatsachen festzustellen, die die Lebensgewohnheiten dieser merkwürdigen sozialen Insekten in vieler Hinsicht in einem eigenartigen neuen Lichte erscheinen lassen. Es handelt sich hier um Ergebnisse, die keineswegs nur für den entomologischen Spezialforscher oder den Psychologen in Betracht kommen, sondern die für jeden Gebildeten ein allgemeines Interesse besitzen und unwillkürlich zum Nachdenken über die sonderbaren tierischen Instinkte anregen . . . Das mit zahlreichen trefflichen Reproduktionen photographischer Aufnahmen geschmückte Buch von Escherich sei seines vielseitigen anregenden Inhalts wegen hiermit auf das Wärmste empfohlen. R. Heymons, Berlin.

Entomologische Zeitschrift, Nr. 47 vom 25. Februar 1911:

In der kurzen, klaren und bestimmten Form, in der Verfasser es versteht, seine Erfahrungen darzustellen, ist das Buch nicht nur dem Entomologen ein leicht durchzuarbeitendes Lehrbuch, um dazu beizutragen, daß die Termitenbiologie immer mehr und mehr ausgebaut wird, sondern es ist auch jedem Naturfreund und Tiergeograph als sehr interessanter Unterhaltungsstoff zu empfehlen.

Koloniale Rundschau, 1911, Heft 6:

Der Verfasser, der bereits sich schon in früheren Jahren durch umfangreiche Schriften über die Biologie usw. der Termiten bekannt gemacht hat, hat in diesem Bande alles zusammengetragen, was er auf seinen Studienreisen in Eritrea und Ceylon an diesen interessanten Tieren beobachtet und erforscht hat, unter Hinzufügung der Resultate anderer Gelehrter, deren Arbeiten er kritisch gesichtet und zusammengeführt hat. Diese Monographie der Termiten nebst termitophilen Coleopteren unter Berücksichtigung der neuesten Literatur ist nicht nur in wissenschaftlicher Beziehung wertvoll, sondern auch in wirtschaftlicher. Es wird das Buch allen denen, die in unseren Kolonien auf den Pflanzungen mit Termiten zu rechnen haben, ein willkommener Ratgeber sein. Für den Naturforscher ist aber das Werk durch die vielen eigenen Beobachtungen in soziologischer und biologischer Beziehung besonders wertvoll. Dr. Krause, Berlin.

Natur, Heft 15 vom 1. Mai 1912:

Der bestbekannte Spezialforscher auf myrmekologischem Gebiete bietet hier die Früchte einer indischen Studienreise, die er termitenbiologischen Untersuchungen weihte. Es ist unmöglich, auf engem Raum auch nur annähernd den Reichtum dieser Arbeit anzudeuten. Man dringt mit Staunen in diese Welt ungeahnter Anpassungen und Instinktäußerungen ein, die zweifelsohne das Höchste darstellen, was das soziale Leben der Tiere hervorgebracht hat. . . . was uns der Verf. von der Spezialisierung der Termitensoldaten den Abtrittwächtern, den raffinierten Kampfesmethoden, der Bautätigkeit usw., dieser wunderbaren Tiere erzählt, macht sein zwar reinwissenschaftliches Buch zu einem der fesselndsten in unserer reichen biologischen Literatur. R. Francé.

Die Raumorientierung der Ameisen

und das

Orientierungsproblem im allgemeinen

Eine kritisch-experimentelle Studie;
zugleich ein Beitrag zur Theorie der Mneme

Von

Dr. med. Rudolf Brun

Mit 51 Abbildungen im Text

Transcendentale Hypothesen des speculativen Gebrauchs der Vernunft, und eine Freiheit, zur Ersetzung eines Mangels an physischen Erklärungsgründen sich allenfalls hyperphysischer zu bedienen, kann gar nicht gestattet werden, teils, weil die Vernunft dadurch gar nicht weiter gebracht wird, sondern vielmehr den ganzen Fortgang ihres Gebrauchs abschneidet, teils weil diese Licenz sie zuletzt um alle Früchte der Bearbeitung ihres eigentümlichen Bodens, nämlich der Erfahrung bringen müsste.

Kant, Kritik der reinen Vernunft (Reclam, S. 589)

Jena
Verlag von Gustav Fischer
1914

Fürstlich priv. Hofbuchdruckerei (F. Mitzlaff) Rudolstadt

Meinem Vater

Dr. Carl Brun

Professor an der Universität in Zürich

in Dankbarkeit gewidmet

Vorrede.

In der vorliegenden Monographie ist der Versuch gemacht, das verwickelte Problem der Raumorientierung bei den Ameisen auf eine festere theoretische Basis zu stellen und auf Grund einer großen Zahl eigener Beobachtungen und unter kritischer Sichtung der umfangreichen Literatur zusammenhängend darzustellen.

Während über die Orientierungsweise der fliegenden Hymenopteren (Bienen) heute in der Hauptsache eine befriedigende Einigung erzielt worden ist, erscheint die Raumorientierung der Ameisen noch immer — oder besser: neuerdings wieder — selbst in den wesentlichsten Punkten in ein zweifelhaftes Dunkel gehüllt und an ungelösten Kontroversen besonders reich, so daß es demjenigen, der nicht über ein gewisses Maß eigener Erfahrungen auf dem Gebiete verfügt, nachgerade unmöglich wird, aus den zahlreichen einander widersprechenden Angaben der Autoren ein zuverlässiges Urteil über den gegenwärtigen Stand der Frage zu gewinnen. Nicht wenig trugen zu dieser verwirrenden Situation die zahlreichen Arbeiten des algerischen Ingenieurs V. Cornetz bei, der auf Grund eines großen, aber einseitigen Beobachtungsmaterials zu einer sehr eigentümlichen Ansicht über die Fernorientierung der Ameisen gelangt ist: Einer Theorie, deren ausgesprochen metaphysischer Einschlag den Unbefangenen sofort stutzig machen muß und in mir den Wunsch nach einer vorurteilslosen und möglichst vielseitigen Nachprüfung der ganzen Frage entstehen ließ. Inzwischen hat F. Santschi in einer ausgezeichneten neuen Arbeit die Kritik der Cornetzschen Argumente bereits erfolgreich aufgenommen, und so erleben wir heute wiederum das Schauspiel eines heftigen Prinzipienstreites — nicht unähnlich dem, welchen vor zwölf Jahren Bethes berühmte Reflextheorie des Insektenlebens entfacht hatte. Wie damals, so werden auch heute wieder gewisse Orientierungsvorgänge bei Insekten auf geheimnisvolle »unbekannte Richtungskräfte« — unabhängig von allen uns bekannten Kräften in der Außenwelt — zurückgeführt

und so den Tatsachen eine Deutung gegeben, deren Unhaltbarkeit sich schon rein erkenntnistheoretisch a priori ergibt.

Angesichts dieser immer wiederkehrenden Erscheinung, die mir hauptsächlich einer fundamentalen Unklarheit über die mnemische Mechanik der Orientierungsphänomene zu entspringen scheint, dürfte es nicht unangebracht sein, auch einmal die psycho-physiologische Fragestellung des Problems und die allgemeinen Gesetze, welche diesen Mechanismus beherrschen, in prinzipieller Weise zu erörtern. In dieser Absicht habe ich meinen experimentellen Untersuchungen einen theoretischen Abschnitt vorausgeschickt, in welchem ich versuche, insbesondere die mnemischen Grundlagen der Orientierung im Raum (mit spezieller Berücksichtigung der Verhältnisse bei den Ameisen) an Hand exakter Definitionen und einer neutralen, einheitlichen Terminologie in großen Umrissen darzustellen.

Im zweiten, speziellen Teil folgt sodann die experimentelle und kritische Analyse einer Reihe unaufgeklärter Einzelfragen: Auf Grund eines Tatsachenmaterials von zirka 150 Einzelversuchen, die ich, zum Teil unter Benutzung ganz neuer physiologisch exakter Methoden, im Laufe des vergangenen Jahres ausführte, war ich bemüht, die Frage nach allen Richtungen zu studieren und so allmählich eine zusammenhängende Übersicht aller derjenigen Komponenten zu gewinnen, aus denen sich die Raumorientierung dieser interessantesten und vielseitigsten Insekten aufbaut. Inwieweit mir das gelungen ist, wird freilich erst eine fernere Zukunft entscheiden können.

Dem Herrn Verleger bin ich für sein freundliches Entgegenkommen bei der Drucklegung und illustrativen Ausstattung meiner Arbeit zu großem Dank verpflichtet.

Zürich, im Februar 1914.

Dr. R. Brun.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Vorrede V

Einleitung: Kurze Übersicht über die Literatur und über die verschiedenen Theorien der Raumorientierung bei den Ameisen 1

Anhang: Über Raumorientierung bei anderen Tieren (Insekten, Vögel, Säuger, Mensch) 18

I. Allgemeiner Teil:

Die psychophysiologischen Grundlagen der Orientierung im Raume 25

1. Vorbemerkungen zur Terminologie 25
   A. Mnemische (psychologische) Terminologie 25
   B. Physiologisch-biologische Terminologie 28

2. Über Raumorientierung im allgemeinen 29
   A. Die statische (und propriozeptive) Orientierung 30
   B. Die dynamische (exterozeptive) Orientierung 31
      I. Die unmittelbare oder direkte Orientierung 32
      II. Die mittelbare oder indirekte Orientierung 38

3. Die psychophysiologischen Grundlagen der Raumorientierung bei den Ameisen 45
   A. Die sinnesphysiologischen Grundlagen 45
   B. Die mnemischen Grundlagen 52
      I. Die indirekte Orientierung auf Grund einphasiger (globaler) Komplexe 53
      II. Die indirekte Orientierung auf Grund mehrphasiger (differenzierter) Komplexe 61

II. Spezieller Teil:

Beobachtungen und Experimente 65

Vorbemerkungen über die Untersuchungsmethoden 65

A. Die Orientierung auf Geruchsfährten 69

1. Kritische Bemerkungen über das sogenannte »Polarisationsphänomen« . 69

2. Experimentelles 76
   I. Versuchsreihe: Vorversuche im Freien, um den Einfluß koordinierter Nebenfaktoren bei der Fährtenorientierung zu ermitteln 76
   II. Versuchsreihe: Über die Wiederherstellung unterbrochener Fährten und über die Flüchtigkeit der Geruchsspuren 79
   III. Versuchsreihe: Analyse des Polarisationsphänomens 83
      A. Der »mnemische« Versuch 86
      B. Spurdrehungs- und Spurwechselexperimente 95
      Kritische Besprechung der Ergebnisse der III. Versuchsreihe . . . 101
      Zusammenfassung der Ergebnisse über die Orientierung auf Geruchsfährten 107

Seite

B. Die Orientierung auf Ameisenstraßen 108
IV. Versuchsreihe: Transportexperimente auf Ameisenstraßen 110
Zusammenfassung der Ergebnisse über die Orientierung auf Ameisenstraßen 115
C. Die Orientierung auf Durchgangsstrecken 116
V. Versuchsreihe: Desorientierung durch Terrainveränderungen . . 116
VI. Versuchsreihe: Desorientierung ohne Terrainveränderungen . . . 120
Anhang: Analyse der Betheschen »Drehungsreaktion« 130
Zusammenfassung der Ergebnisse über die Orientierung auf Durchgangsstrecken 136
D. Die Orientierung auf Einzelwanderung 139
Kritische Vorbemerkungen 139
VII. Versuchsreihe: Einzelwanderungen ohne künstliche Intervention . 142
VIII. Versuchsreihe: Einzelwanderungen mit künstlichen Terrainveränderungen 146
Anhang: Die Einzelorientierung bei (nahezu) blinden Ameisen . . 150
Zusammenfassung und Besprechung der Ergebnisse der VII. und VIII. Versuchsreihe 153
IX. Versuchsreihe: Transportexperimente auf Einzelwanderung 158
A. Wasmanns Versuch 158
B. Piéron-Cornetzscher Transport 159
C. Transport vom Nest aus 164
Zusammenfassung der Resultate der IX. Versuchsreihe 174
X. Versuchsreihe: Exakter Nachweis der Sonnenorientierung durch den »Zeit- oder Fixierversuch« 176
Zusammenfassung der Resultate der X. Versuchsreihe 182
XI. Versuchsreihe: Analyse des angeblichen »Winkel- und Streckensinnes« durch das »Zwangslaufexperiment« 184
A. Zwangslauf bei höheren Ameisen 185
a) Zwangslauf in einer Hauptrichtung 185
b) Zwangslauf in zwei aufeinander senkrechten Hauptrichtungen . 187
c) Bogenförmiger, polygonaler und unregelmäßiger Zwangslauf . 190
d) Zwangslauf bei geblendeten Ameisen 192
B. Zwangslauf bei niederen Ameisen 194
Zusammenfassung der Resultate der XI. Versuchsreihe 195
XII. Versuchsreihe: Die kinaesthetische Orientierung nach der Schwerkraft 197
A. Vorversuche 199
B. Hauptversuche 201
Zusammenfassung der Resultate der XII. Versuchsreihe 207
E. Zusammenfassung sämtlicher Ergebnisse 208
I. Die mnemischen und physiologischen Grundlagen der Raumorientierung im allgemeinen und bei den Ameisen im besonderen 209
II. Die experimentellen Ergebnisse 213
Literaturverzeichnis 217
Autorenregister 222
Sachregister 223

Einleitung.

Kurze Übersicht über die Literatur und über die verschiedenen Theorien der Raumorientierung bei den Ameisen.

Die merkwürdige Fähigkeit vieler Ameisen, sich bei ihren Wanderungen auf der Spur zu folgen, pflegt auch dem Laien aufzufallen und dürfte daher seit langem bekannt sein. Nachdem schon Bonnet [1779] und Latreille [1802], später Lespès [1866], Forel (58) [1874] u. a. mittels eines sehr einfachen Versuches[1]) gezeigt hatten, daß dabei in der Tat eine flüchtige (chemische) Geruchsspur im Spiele ist, wurde dann diese Entdeckung vielfach ohne weiteres auf sämtliche Arten verallgemeinert, und es schien damit das Problem, wie die Ameisen »ihren Weg finden«, im wesentlichen gelöst zu sein.

Indessen warnte Forel schon 1874 nachdrücklich vor einer solchen kritiklosen Verallgemeinerung des »Fingerversuches«, indem er zeigte, daß derselbe auf den Heerstraßen der roten Waldameise (*Formica rufa* L.) vollständig versagt und indem er zugleich auf analoge Beobachtungen P. Hubers (73) bei *Polyergus* hinwies. Auf Grund dieser Tatsachen und namentlich seiner eigenen prachtvollen Beobachtungen über die Orientierung der Amazonenameisen (*Polyergus rufescens*) auf ihren Puppenraubzügen sprach Forel schon damals mit aller Entschiedenheit die Überzeugung aus, daß bei vielen Ameisen auch der Gesichtssinn (neben dem Antennengeruchssinn) einen hervorragenden Anteil an der Orientierung haben dürfte, und daß jedenfalls die Orientierungsweise des Amazonenheeres ein wesentlich komplizierterer Vorgang sei, als die früheren Beobachter vermutet hatten[2]).

[1]) Der sogenannte »Fingerversuch«: Wischt man mit dem Finger (oder besser nach Wasmann mit einem für die Ameisen neutral riechenden Gegenstand) über eine solche Fährte, so stauen sich die Ameisen zu beiden Seiten der Unterbrechungsstelle und wagen sich nur allmählich und zögernd wieder hinüber.

[2]) Ich kann es mir nicht versagen, das für unser Problem Wesentliche aus diesen klassischen Beobachtungen hier kurz anzuführen: Die Amazonen marschieren nach Forel nur an heißen Sommertagen, in gedrängten 300 bis 1500 Individuen starken Kohorten,

Auch Fabre (55a) hat sich in einer seiner Studien (1879) mit der Orientierung der Amazonen[1]) befaßt, und dabei auch versucht, die Frage durch das Experiment zu lösen. Er fand, daß Wischen mit dem Besen, Einreiben des Bodens mit Pfefferminzblättern, Abschwemmung mit dem Wasserstrahle[2]), Maskierung durch aufgestreute Blätter, ja selbst durch darübergebreitetes Zeitungspapier die zurückkehrende Amazonenarmee entweder gar nicht oder nur vorübergehend desorientiert und jedenfalls niemals in der Einhaltung ihrer Richtung beeinträchtigt. Als er ferner einige Individuen, die sich beim Auszuge der Armee verspätet hatten, einige Meter vom Nest seitwärts von der Marschlinie setzte, fanden diese den Anschluß an die Expedition in kürzester Zeit, während dieselben Tiere, in der entgegengesetzten (vom Amazonenheere nie frequentierten) Richtung ausgesetzt, sich vollständig desorientiert zeigten. Fabre schloß aus diesen Experimenten, daß die *Polyergus* sich auf ihren Raubzügen weder durch Geruchsspuren orientieren noch mittels eines spezifischen Richtungssinnes, wie

meist in ziemlich gerader Richtung, gelegentlich aber auch in einer bogenförmigen oder winkligen Kurve. Oft ist die Armee mit bemerkenswerter Genauigkeit auf das zu plündernde Nest der Sklavenart *(Formica fusca)* orientiert. Der Marsch ist gewöhnlich von häufigen »Orientierungshalten« unterbrochen, wobei sich die Ameisen nach allen Richtungen zerstreuen, um sich bald nachher wieder zu sammeln und dann oft in einer andern Richtung weiterzumarschieren; in seltenen Fällen kann es dabei auch zu einer Spaltung der Armee in zwei Teile kommen. Die meist bedeutende Marschgeschwindigkeit (1 m in 25 Sekunden) nimmt auf steil ansteigendem Terrain erheblich ab und es scheinen die Tiere dabei sichtlich zu ermüden. Die »Vorhut« der Armee ist nicht konstant, sondern fortwährendem Wechsel unterworfen; — jedenfalls wird die Armee nicht etwa durch ein einzelnes Individuum »angeführt«. Beim Angriff auf das Sklavennest gehen die Ameisen mit großer Plötzlichkeit und Einmütigkeit auf ein mit unglaublicher Schnelligkeit ausgegebenes Fühlersignal hin vor; sie beschränken sich dabei auf den Raub der Brut und töten die *Fusca* nur dann mit ihren Säbelkiefern, wenn sie auf erheblichen Widerstand stoßen. Der Rückmarsch vom geplünderten Neste folgt meist (aber nicht ausnahmslos) allen Umbiegungen der Hinweglinie; trotzdem werden die Tiere dabei selbst durch heftigen Wind auf staubiger Landstraße, ja sogar durch strömenden Regen oder künstliche Überschwemmung des Terrains in der Einhaltung ihrer Richtung kaum beirrt. Doch scheinen sich die mit Puppen beladenen Individuen im allgemeinen schlechter zu orientieren, als ihre leergehenden Kameraden.

Einzeln wandernde *Polyergus*, die Forel oft in beträchtlicher Entfernung vom Neste antraf, hält er für Kundschafter, die später vielleicht bei der Führung der Armee eine Rolle spielen. —

[1]) Die »Fourmis rousses«, von denen Fabre spricht, sind nicht *Formica rufa*, wie Santschi irrtümlich annimmt (96, S. 363), sondern *P. rufescens.*

[2]) Auch Fielde (57) fand, daß Ameisen, die auf ihren Wanderungen durch Unterwassersetzen des Bodens zum Schwimmen gezwungen werden, dabei ihre Richtung beibehalten.

er ihn andererseits bei der Mauerbiene *(Chalicodoma)* annehmen zu müssen glaubte (55d, e), sondern im wesentlichen durch den Gesichtssinn, bzw. durch ein hochentwickeltes visuelles Ortsgedächtnis geleitet werden[1]). Er zögerte um so weniger, *Polyergus* ein solches zuzuschreiben, als seine Beobachtungen bei gewissen Wegwespen *(Pompilus)* in der Tat beweisen, daß ein Insekt unter Umständen imstande ist, eine beliebige Örtlichkeit, die es nur einmal flüchtig gesehen hat, nach einigen Minuten mit verblüffender Sicherheit wieder aufzufinden.

Ausgezeichnete Experimente über die Orientierung bei Ameisen *(Lasius niger* L.) hat wenig später (1874 bis 1881) Lubbock-Lord Avebury (81) gemacht; leider sind seine Resultate von späteren Autoren vielfach nicht genügend beachtet worden, obwohl sie meines Erachtens für die ganze Frage von grundlegender Bedeutung sind.

In einer ersten Versuchsserie stellte Lubbock zunächst fest, daß seine Ameisen kaum durch die (visuelle) Wahrnehmung von Gegenständen neben ihrem Weg geleitet werden; sein aufrecht auf den Tisch gestellter Bleistift wurde von den *Lasius* nicht als Wegweiser benutzt, — auch dann nicht, als er denselben selbst zum Träger der abzuholenden Larven gemacht hatte: Sobald er nämlich jetzt den Bleistift nur um wenige Zoll zur Seite rückte, suchten ihn die Ameisen beharrlich an der alten Stelle und fanden ihn gewöhnlich erst nach langen Irrwegen rein zufällig wieder auf. Ebensowenig wurde eine Allee von Holzklötzchen, zwischen denen er die Ameisen durchwandern ließ, als Orientierungsmerkmal verwertet, denn als Lubbock nun die Klötzchen in diagonaler Richtung anordnete, oder umgekehrt die papierene Unterlage so drehte, daß die Geruchsspur außerhalb der Allee fiel, da folgten die Tiere unbeirrt ihrer Spur und schienen das Verschwinden der Allee zu beiden Seiten nicht einmal zu bemerken. — Von der größten Bedeutung sind aber namentlich Lubbocks Drehbrücken- und Drehscheibenversuche, von denen die letzteren, da sie das Prinzip am besten illustrieren, hier kurz angedeutet seien: Lubbock ließ seine

[1]) In seiner Arbeit »Zum Orientierungsvermögen der Ameisen« (110) gibt Wasmann an, Fabre habe seine Theorie einer geheimnisvollen Richtungskraft auf die Orientierung von *Polyergus* bezogen. Das ist nicht richtig: diese Theorie bezieht sich gerade nicht auf *Polyergus*, sondern auf gewisse Luftinsekten, wie *Chalicodoma* u. a. Die Fehlschlüsse, die Fabre und nach ihm Bethe (5) zur Aufstellung dieser Hypotese geführt haben, sind später von Forel (67) mit meisterhafter Kritik widerlegt worden.

Ameisen quer über eine runde Scheibe, die aus drei konzentrischen und für sich drehbaren Ringsegmenten konstruiert war, zu einem Haufen von Larven gelangen. Wenn er nun eines dieser Segmente rasch um 180° drehte, während gerade eine Ameise darüberging, so kehrte das Tier sofort um und korrigierte die Drehung vollständig, so daß es seine ursprüngliche Richtung im Raume beibehielt und über die ganze Scheibe weiter verfolgte[1]) — gleichgültig, wie die verschiedenen Segmente der Spur unter sich vertauscht wurden. Ganz anders verhielt sich die Sache, als Lubbock seine Versuche nun unter Lichtausschluß wiederholte, indem er eine mit nur zwei kleinen (unteren) Öffnungen zum Durchpassieren (und einer oberen zum Beobachten) versehene Hutschachtel über die Scheibe stülpte. Jetzt machten von 30 Ameisen 19 die Drehung passiv mit und gingen somit in der entgegengesetzten Richtung (im Raume) weiter, während nur 11 die Drehung im Sinne der Beibehaltung der ursprünglichen Richtung korrigierten, d. h. umkehrten. Eine Drehung von nur 90° wurde innerhalb der Hutschachtel anscheinend von keiner einzigen Ameise wahrgenommen.

Alle diese Versuche hatte Lubbock — wohlgemerkt! — bei stabiler Beleuchtung zweier beim Nest aufgestellter Kerzen vorgenommen: Jetzt kam er auf den genialen Gedanken, zugleich mit der Drehung des Tisches auch die Kerzen auf die entgegengesetzte Seite umzustellen. Der Erfolg war schlagend: Diesmal gingen sämtliche Ameisen ohne Ausnahme falsch, d. h. sie korrigierten die Drehung nicht mehr, sondern machten dieselbe passiv mit und marschierten somit jetzt in der entgegengesetzten Richtung des Raumes weiter. Und als Lubbock endlich zur Kontrolle bloß die Kerzen umstellte, ohne die Scheibe überhaupt zu drehen, da kehrten von 7 Ameisen 5 ebenfalls augenblicklich um und gingen in der entgegengesetzten Richtung weiter (entgegen der Spurrichtung).

Durch diese schönen Versuche hat Lubbock das Verdienst als erster die Orientierung nach der Lichtquelle bei Ameisen nachgewiesen zu haben, — eine Tatsache, die erst drei Jahrzehnte später durch Santschi (05) und teilweise schon vorher von Vich-

[1]) Das gleich zu schildernde »Polarisationsphänomen« von Bethe war somit in den Versuchen Lubbocks ausnahmslos vollständig negativ!

meyer (108), Wasmann (110) und namentlich Turner[1]) (106) bei zahlreichen anderen Arten und mit anderen Methoden glänzend bestätigt worden ist.

Allein bis dahin hatte es noch gute Weile. Um die Wende des Jahrhunderts wandte sich, im Anschluß an die Experimente A. Bethes (5, 7) [1898] und noch mehr infolge seiner daran geknüpften Behauptungen, das Interesse der Ameisenforscher wieder vorwiegend der Orientierung auf Geruchsspuren zu, die nun mit einem Schlage aus einer fast selbstverständlichen Sache zu einem der schwierigsten und umstrittensten Probleme geworden war.

Das wesentlichste der interessanten Arbeit Bethes (soweit sie für die Orientierungsfrage in Betracht kommt) ist sein origineller Versuch, eine Deutung der bekannten Tatsache zu geben, daß die Ameisen, wie übrigens die Jagdhunde, nicht allein eine Geruchsspur als solche riechen, sondern allem Anschein nach auch jederzeit imstande sind, **die beiden Richtungen** einer solchen Spur (zum Neste hin und vom Neste weg), unmittelbar zu erkennen — ganz gleichgültig auf welche Teilstrecke derselben sie versetzt werden[2]). Zum Nachweise dieser Erscheinung bediente sich Bethe ebenfalls der Drehungsmethode: Er leitete eine Ameisenfährte von *L. niger* (zu einer Blattlauskolonie führend) über eine schmale, 16 cm lange und im Zentrum drehbare Zinkblechplatte (vgl. die Skizze auf S. 7) und beobachtete nun — in teilweisem Gegensatz zu Lubbocks Resultaten — folgendes: Wurde das Drehstück um 180° gedreht, so erfolgte an den beiden Grenzen desselben jedesmal eine sehr deutliche Verkehrsstockung, obschon ja durch dieses Manöver die Kontinuität der Spur in keiner

[1]) Turner (1907) ließ die von ihm beobachteten Ameisen (*Formica, Tapinoma, Myrmica*) Larven von kleinen Plattformen abholen, die er über den künstlichen Nestern anbrachte und deren vier Seiten er durch schiefe Ebenen (Kartonbrücken) mit dem Tische verband. Die Tiere gewöhnten sich bald an einen ganz bestimmten Weg, auf dem der Verkehr ausschließlich von statten ging. Nun stellte Turner die elektrische Lampe, bei deren Schein er beobachtete, auf die andere Seite um: Die Ameisen stiegen sogleich (wenn auch etwas zögernd) auf der gegenüberliegenden Seite zum Neste ab! — Durch verschiedene Modifikationen seiner Versuchsanordnung gelang es Turner, die Tiere noch in anderer Weise zu täuschen und so neben topochemischen und optischen auch noch eine Mitbeteiligung kinaesthetischer und topischer Faktoren bei der Raumorientierung der Ameisen zu erschließen.

[2]) Diese Tatsache hat Bethe übrigens keineswegs entdeckt, — sie wurde vielmehr von Forel (60) schon 1886 bei *F. pratensis* nachgewiesen.

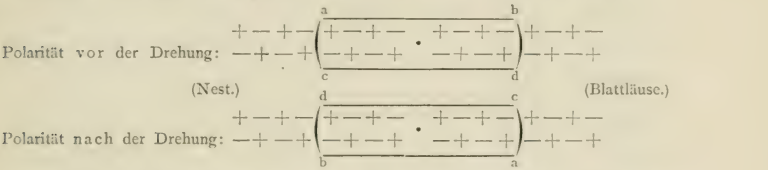
Weise unterbrochen war. Die gerade auf dem Drehstück laufenden Ameisen gehen zunächst ruhig weiter, stutzen dann aber bald und kehren um. Wird die Spur über drei aufeinander folgende längliche Brettchen geleitet, so kann man diese Teilstücke nach einiger Zeit beliebig vertauschen: es erfolgt keine Störung des Verkehrs, solange man die Teilstücke dabei nicht umdreht; sobald dies aber geschieht, ist die Verkehrsstörung da! — Aus diesen hübschen Versuchen glaubte Bethe auf eine geheimnisvolle »Polarisation der Ameisenspur« schließen zu müssen, über deren Zustandekommen er sich jedoch nicht näher äußerte, ebensowenig wie über die weitere Frage, vermittelst welches Sinnes die Ameisen diese Polarisation überhaupt »rezipieren« sollten: Auch hier wieder, wie bei seiner »unbekannten Kraft« (welche die Biene aus der Ferne reflektorisch zu ihrem Stocke zurückleiten sollte) zog es Bethe somit vor, eine physiologisch völlig unbegreifliche Hypothese zur »Erklärung der Tatsachen« heranzuziehen, — lieber, als diesen Tieren ein wenig sinnliches Gedächtnis und Assoziationsvermögen zuzuerkennen, wodurch alle Erscheinungen völlig befriedigend sich erklären lassen. Diese »Tatsache«, bzw. die Verhältnisse auf Geruchsfährten vollends als das allgemeingültige Orientierungsgesetz der Ameisen überhaupt hinzustellen und ohne weiteres im Sinne seiner Reflextheorie auszubeuten war eine Übereilung Bethes, die sich nur aus gänzlicher Nichtbeachtung der zahlreichen in der Literatur niedergelegten gegenteiligen Beobachtungen anderer Forscher erklären läßt.

Des weiteren stellte sich Bethe, entsprechend seiner Reflextheorie vor, daß die Ameisen je nach dem Sinne (dem »Vorzeichen«) dieser Polarisation das eine Mal zum Neste hin, das andere Mal von ihm weggeleitet werden, woraus wiederum als notwendige Konsequenz folgte, daß eine Ameise ihre eigene »Hinspur« niemals als Rückweg benutzen kann. Dabei sollte das Beladensein mit Futter den adäquaten Reiz für den »Heimkehrreflex« darstellen, wogegen das Leersein einen »Ausgehreflex« auslösen sollte.

Bethes Polarisationshypothese hat bei den Ameisenkundigen ebensowenig Anklang gefunden, wie die sonstigen (hauptsächlich auf Mangel an Sachkenntnis beruhenden) negativen Behauptungen dieses Autors, soweit sie sich auf die Psychologie des Ameisen- und Bienenlebens beziehen. Sie wurde insbesondere durch Wasmann (111, 112) einer eingehenden Kritik unterzogen und als sachlich wie theoretisch gleichermaßen unbegründet ab-

gelehnt. Die Gegengründe, die Wasmann anführt, sind in der Tat ebenso schlagend wie verblüffend einfach: sie lauten kurz folgendermaßen:

Erstens: Da die Ameisen auf ihren Spuren stets in beiden Richtungen verkehren, und da ferner die Hin- und Rückspuren keineswegs säuberlich getrennt nebeneinander herlaufen, sondern sich ganz wirr überkreuzen und überdecken, so folgt daraus, daß eine allfällig beim Hinweg entstehende Polarisation durch die zurückkehrenden Ameisen vorweg wieder aufgehoben werden müßte. — Zweitens: Aber selbst wenn eine scharfe räumliche Trennung beider Spuren bestehen würde (was in Wirklichkeit nie der Fall ist), so würde eine Umdrehung eines Teilstückes um 180° an der „Polarität" der beiden Spuren offenbar nicht das mindeste ändern, wie das nachstehende Schema ohne weiteres zeigt:



Drittens: Endlich hat Bethe durch seine eigenen Beobachtungen selbst gezeigt, daß isoliert wandernde Ameisen beim Rückweg für gewöhnlich genau denselben Weg nehmen, auf dem sie hergekommen sind. Diese Tatsache steht mit seiner Behauptung, daß eine Ameise ihre eigene „Hinspur" nicht als Rückweg benutzen könne, in unlösbarem Widerspruch. Viertens: Gegen Bethes Behauptung endlich, die „Belastung" bilde als solche den adäquaten Reiz des „Heimkehrreflexes", weist Wasmann mit Recht auf die längst bekannte Tatsache hin, daß Ameisen sehr oft auch beladen vom Neste fortgehen, so wenn sie irgendwelchen Abfall, Tote oder fremde Eindringlinge aus dem Neste zu schaffen haben.

Die Tatsache, daß die Ameisen imstande sind, die beiden Richtungen einer Geruchsspur anscheinend unmittelbar zu unterscheiden, anerkennt auch Wasmann als richtig; — er sucht sie aber anders zu erklären. Er vermutet erstens, daß nach der Umdrehung eines Teilstückes um 180° und daraus resultierender Vertauschung der Hin- und Rückfährte die Richtung der Spuren „wahrscheinlich nicht mehr in Übereinstimmung mit dem ander-

weitigen Geruche derselben sei, indem anzunehmen sei, daß die Hinspur wahrscheinlich einen gewissen Nestgeruch, die Rückspur dagegen mehr einen Futtergeruch an sich habe. Zweitens glaubt Wasmann, in Anlehnung an die gleich zu besprechende Theorie von Forel, daß die Ameisen mit Hilfe des Kontaktgeruchsinnes ihrer Fühler imstande seien, gleichsam die »Geruchsform« ihrer Fußspuren zu unterscheiden, »welche für eine hinführende und für eine rückführende Fährte eine verschiedene sein muß, weil die Stellung der Füße in beiden Fällen eine entgegengesetzte ist«.

Im übrigen wendet sich Wasmann besonders noch gegen die Einseitigkeit und die falsche Verallgemeinerung der Beobachtungen Bethes über die Orientierung der Ameisen, die ausschließlich an Geruchsfährten angestellt wurden, während doch zahlreiche Beobachtungen bei höher organisierten Ameisen, namentlich solchen mit relativ gut ausgebildetem Gesichtssinn, zeigen, daß hier von der sklavischen Einhaltung einer Geruchsspur meist keine Rede mehr sein kann. Besonders lehrreich ist in dieser Beziehung eine Beobachtung, die Wasmann bei *F. sanguinea* machte (112): Als er nämlich einst ein vor einigen Wochen bezogenes »Winternest« dieser Art aufdeckte, flohen die Ameisen mit ihren Puppen sofort in der Richtung des alten (seit Wochen verlassenen) Nestes davon und legten die ganze 18 m lange Strecke durch Gras und Gestrüpp, ohne im geringsten zu zögern, in der kürzesten Zeit zurück; dabei verfolgten die später abgehenden Ameisen nicht etwa die Spur der vorausgeeilten Kameraden, sondern umgingen z. B. vorhandene Hindernisse jeweilen in ganz verschiedener Weise. Sie mußten also von diesem Wege ein ganz bestimmtes (visuelles?) »instinktives Richtungsbild« besessen haben. Ähnliches beobachtete Wasmann, wenn er isoliert wandernde Ameisen *(F. sanguinea* und *rufibarbis)* vom Boden aufnahm und nach einiger Zeit (nachdem die Tiere in großer Aufregung seinen Finger gebissen und mit Gift bespritzt hatten!) wieder hinsetzte: Sie liefen dann sofort in der früheren Richtung weiter. Ferner drehte Wasmann (110) bei einer künstlichen *Formica*-Kolonie die vom »Vornest« zum »Abfallnest« führende gebogene Glasröhre um 90° und sah nun, wie sämtliche Ameisen, die von der einen Abteilung in die andere gehen wollten, an der Biegungsstelle Halt machten und umkehrten (trotzdem ja eine allfällig vorhandene Geruchsspur unverändert fortbestand), — offenbar, weil die gewohnte Richtung des Weges zur Lichtquelle (dem

Fenster) plötzlich eine andere geworden war (Wasmanns Glasröhrenversuch).

Escherich (52) schließt sich in seiner bekannten Monographie den Anschauungen Wasmanns über das Zustandekommen des Polarisationsphänomens im wesentlichen an.

Eine sehr geistvolle und mit den Tatsachen gut übereinstimmende Erklärung des »Polarisationsphänomens« der Ameisenspur (wie wir es der Kürze halber nennen wollen) hat Forel (62, 65, 66) im Jahre 1900 durch seine Theorie des topochemischen Fühlersinnes gegeben. Von der bemerkenswerten Tatsache ausgehend, daß der (zweifellos in den Endgliedern der Antennen lokalisierte) Geruchssinn der Ameisen nicht allein (im Gegensatze zu dem unsrigen) einen nach außen gekehrten (relationellen) Sinn darstellt, sondern überdies auch symmetrisch an räumlich scharf getrennten und äußerst beweglichen Organen (unseren Armen und Händen vergleichbar) angebracht ist, schloß Forel erstens, daß ein solcher Sinn seinen Trägern räumlich scharf getrennte und umschriebene chemische Kontakteindrücke liefern müsse. Da aber ferner die nämlichen Stellen bei jedem Kontakte gleichzeitig auch ebenso scharf umschriebene Tasteindrücke rezipieren, deren räumliche Lokalisation und Ausdehnung sich mit den entsprechenden chemischen aufs genaueste deckt, so folgt daraus zweitens, daß ein solcher aus zwei qualitativ verschiedenen, aber schon primär (bei der Rezeption) fest assoziierten Sinneseindrücken zusammengesetzter Sinn dem Gehirne der Ameisen offenbar auch assoziierte »topochemische« Wahrnehmungen übermitteln muß, die dann natürlich auch in ebensolcher (räumlicher und zeitlicher) Anordnung im Gedächtnis engraphiert und wieder ekphoriert werden. Somit werden die Ameisen auf einem häufig und in beiden Richtungen begangenen Geruchspfade die zu beiden Seiten längs demselben sukzessive angetroffenen Geruchsformen (die verschiedenen »runden, eckigen, harten, weichen, flüssigen, festen Gerüche« usw.) in ihrer gegenseitigen räumlichen Anordnung und in ihrer Sukzession allmählich »kennen lernen« und somit auf jeder Teilstrecke ihrer Spur sofort erkennen, was links, rechts, vorn und hinten ist, und dementsprechend werden sie auch, wenn man nun eine Teilstrecke ihrer Spur plötzlich umdreht, an der Grenze angekommen, offenbar eine plötzliche Umkehrung des Raumes verspüren, die sie notwendig desorientieren muß. — Wir können uns von der Eigenart dieses topochemischen Fühlersinnes der Ameisen

einen schwachen Begriff machen, wenn wir uns vorstellen, daß unser Geruchssinn an den Händen sitze. Wir würden dann, falls wir mit diesen »riechenden Händen« fortgesetzt alle um uns liegenden Gegenstände abtasten würden, zweifellos auch ganz bestimmte fest assoziierte Tast-Geruchsengramme in uns aufnehmen, die es uns ermöglichen würden, eine förmliche »Geruchskarte« unseres Weges aufzuzeichnen.

So sehr nun Forel den topochemischen Fühlersinn als die Grundlage ansieht, auf der die Raumorientierung der Ameisen sich im wesentlichen aufbaut, so ist er doch weit entfernt, die Grenzen zu übersehen oder die Bedeutung zu überschätzen, die diesem Faktor für die Orientierung der Ameisen zukommen kann. Hatte er schon 1874 aus verschiedenen Beobachtungen bei *Polyergus rufescens*, *Formica rufa*, *Lasius fuliginosus* geschlossen, daß bei vielen Ameisen auch der Gesichtssinn bei der Orientierung hervorragenden Anteil hat, so wurde er später durch seine interessanten Blendungsversuche (Firnissen der Fazettenaugen mit undurchsichtigem Lack bei *F. pratensis* (62, 67) in dieser Ansicht noch bestärkt: Denn die geblendeten *pratensis* hatten sogar auf ihrer Ameisenstraße die größte Mühe, die Richtung zum Nest einzuhalten; sie rückten nur langsam und unter vielen Umwegen vor und irrten sehr oft zur Seite ab. Dagegen waren Ameisen (*Formica*), denen Forel die Antennen amputiert hatte, trotz ihren Augen vollkommen hilflos.

So schien es nun, als ob dank den Bemühungen der im vorstehenden genannten Forscher, in erster Linie eines Lubbock, Forel, Fabre, Wasmann, Viehmeyer, die Frage nach der Raumorientierung bei den Ameisen zu einem gewissen Abschlusse gekommen wäre: Da tauchten mit einem Male neue, früher kaum geahnte Probleme auf und schafften neue Verwirrung — eine Verwirrung, die aber auf der anderen Seite wiederum das Gute hatte, daß sie, die ganze Kompliziertheit des Problems enthüllend, zu neuer Vertiefung führte und so die Orientierungsfrage der Ameisen einer vorläufigen Lösung wesentlich näher brachte.

Ihren Ausgangspunkt nahmen diese neuen Kontroversen von einer bedeutsamen Entdeckung Piérons (88) 1904. Dieser Autor fand nämlich zu seiner Überraschung, daß isoliert wandernde Ameisen, die bei der Heimkehr zum Neste aufgefangen und (ohne Drehung der Unterlage) mehrere Meter seitwärts (auf ähnlichem Terrain) wieder abgesetzt werden, in den meisten Fällen ihren Marsch ruhig fortsetzen,

und zwar genau parallel der früheren Richtung und ungefähr so weit, als der Distanz entspricht, die sie (ohne Transport) noch bis zum Neste hätten zurücklegen müssen. Werden sie beispielsweise von einem Punkte drei Meter vor dem Nest nach einem solchen drei Meter jenseits desselben transportiert, so laufen sie jetzt geradewegs vom Neste weg, und zwar noch ungefähr drei Meter weit (gewöhnlich etwas weniger), dann beginnt ein regelloses Umherirren, das offenbar einem Suchen des Nestes entspricht. M. a. W.: Die transportierten Ameisen verhalten sich ganz ähnlich, als ob sie einen Kompaß hätten, der ihnen ihre Richtung in bezug auf den Azimut, und als ob sie ein Podometer besäßen, das ihnen die noch zu überwindende Distanz in Streckendifferenzen anzeigen würde.

Zur Erklärung dieses Phänomens stellte Piéron die kühne Hypothese auf, daß die Ameisen beim Rückwege sämtliche während des Hinwegs gemachten Einzelbewegungen und Drehungen infolge eines sehr feinen reversiblen kinaesthetischen Gedächtnisses (»Muskelgedächtnis«) in umgekehrter Reihenfolge wieder realisieren, wobei die nach Zurücklegung einer bestimmten Strecke auftretenden Ermüdungsgefühle (bzw. deren Intensität) das Maß für die ungefähre Schätzung der noch zu überwindenden Distanz (also die Basis für den »Podometersinn«) liefern sollte[1].

Das Piéronsche Phänomen ist in der Folge namentlich durch V. Cornetz (1909 bis 1914) aufs genaueste nachgeprüft und in allen Einzelheiten bestätigt worden[2]. Im Anschluß an diese merkwürdige Tatsache hat dann Cornetz die (bisher entschieden vernachlässigte) Frage der Einzelorientierung mit Recht in den Vordergrund des ganzen Problems gestellt und in zahlreichen

[1]) In einer späteren Arbeit (89) hat Piéron, den schwerwiegenden Bedenken von Cornetz Rechnung tragend, seine Hypothese zum größten Teile selbst zurückgezogen. — Diese Lehre ist übrigens an sich nicht neu, — sie wurde in ähnlicher Form von Darwin schon 1873 ausgesprochen und später auch von L. Morgan (86) [1893], P. Bonnier (12) [1898] und Reynaud (90—91) [1897 bis 1902] adoptiert. Der Letztere wandte die Erklärung besonders auf die Fernorientierung der Brieftauben an und formulierte sie als »Loi du contre-pied«, indem diese Tiere auf ihrem Rückfluge stets die nämlichen Punkte wieder berühren sollen, durch welche sie auf der Hinreise gekommen sind. Spätere Beobachter konnten indessen diesen letzteren Umstand nicht bestätigen.

[2]) Dabei verbesserte Cornetz das Piéronsche Experiment in der Weise, daß er der Ameise einen Nahrungsköder legte (wodurch der Transport ohne jede Beunruhigung des Tieres bewerkstelligt werden kann) und indem er die Unterlage, am neuen Ort um 180° drehte. (Ausschaltung des Lagesinnes!)

sorgfältigen Beobachtungen zum erstenmal eingehend analysiert. Die Resultate dieser Beobachtungen sind zum Teil sehr merkwürdige und wichtig genug, um hier im einzelnen kurz aufgezählt zu werden. Es zeigte sich dabei folgendes:

1. Eine isoliert wandernde Ameise geht in der Regel nicht auf einer Geruchsspur. Der Nachweis dieser Tatsache ist durch Wischen des Bodens vor der wandernden Ameise leicht zu erbringen.
2. Die »Reise ins Weite« ist meist ziemlich geradlinig (besonders anfangs) und folgt einer bestimmten, nach vorübergehenden seitlichen Abschweifungen (sogenannten »Forschungsflächen«) immer wiederkehrenden Hauptrichtung (Konstanzregel von Cornetz).
3. Die Rückreise erfolgt nie auf der »Hinspur«, sie ist ihr aber im großen ganzen parallel. Die Einzelbewegungen auf der Rückreise sind von denen der Hinreise vollständig verschieden (gegen Piérons Theorie).
4. Seltener werden bei der Hinreise zwei (oder mehrere) Hauptrichtungen, die dann meist senkrecht aufeinander stehen, nacheinander eingehalten. Bei der Rückkehr werden diese Richtungen dann sukzessive in umgekehrter Reihenfolge und auf entsprechende Distanz wieder aufgenommen. Wesentliche Abkürzungen im Sinne einer direkten Schließung des beschriebenen Dreiecks oder Polygons kommen dabei nicht vor.
5. Eine eigentliche »Kenntnis der Außenwelt« (Ortsgedächtnis im engeren Sinne) besitzt die Ameise nur von der näheren Umgebung ihres Nestes, doch ist selbst diese Kenntnis eine sehr lückenhafte (diskontinuierliche) und beschränkt sich auf wenige isolierte Punkte. Mit jedem solchen Punkt ist nach Cornetz die Erinnerung der relativen Lage des Nestes assoziiert.
6. Bei Ankunft in Nestnähe verläßt die Ameise ihre geradlinige Hauptrichtung und beginnt die von Turner (106) zuerst beschriebene konzentrische Kurve: Die Suche nach dem Nesteingang. Sie wird dabei vermutlich durch das in der Umgebung bestehende diffuse »Geruchsnetz«, vielleicht auch durch die Stridulationen der Nestinsassen (Janet, Sharp, Santschi (96), Wheeler) geleitet. Trifft sie zufällig auf einen »bekannten Punkt«, so richtet sie sich prompt nach dem Neste.

7. Im Gegensatze zu dem Verhalten nach dem Piéronschen Transport zeigt sich eine direkt vom Neste wegtransportierte Ameise in der Regel vollständig desorientiert. Dasselbe ist auch bei den sogenannten »Rekruten« der Fall, d. h. bei Individuen, die (bei Nestwechsel) von Kameraden getragen wurden.

Die Schlußfolgerungen, die Cornetz aus diesen Beobachtungen zog, sind zum Teil sehr eigentümliche; sie sind für unsere ganze Auffassung des Orientierungsproblems überhaupt von prinzipieller Bedeutung. Sie lauten kurz folgendermaßen:

1. Die Rückkehr einer isoliert wandernden Ameise zum Nest ist stets Funktion einer aktuellen Hinreise; einen »Nestmagnetismus«, »Homing Instinct« oder dergl. (Fabre, Bethe) gibt es nicht.
2. Sie ist im Prinzip unabhängig von sämtlichen bis jetzt bekannten Sinneswahrnehmungen; auch der Muskelsinn (Piéron) spielt dabei keine Rolle.
3. Die Einzelorientierung der Ameisen beruht auf einer eigentümlichen, von allen äußeren sinnlichen Anhaltspunkten vollständig unabhängigen absoluten Richtungskraft, deren nähere Natur physiologisch vorläufig unbegreiflich ist.

Es war von vornherein zu erwarten, daß diese sonderbare Lehre, die, wie man sieht, im wesentlichen wieder auf eine jener so oft schon bekämpften, aber stets gleich einer Hydra wieder auftauchenden »unbekannten Kräfte« hinausläuft, nicht ohne Widerspruch bleiben würde; sie ist denn auch in jüngster Zeit durch F. Santschi (96) [1913] einer vernichtenden Kritik unterzogen worden. Die betreffenden beiden Arbeiten Santschis sind wohl das Beste und Gründlichste, was nach Lubbock über die Raumorientierung der Ameisen geschrieben wurde.

Was zunächst die Orientierung auf Geruchsfährten betrifft, so ist Santschi der Nachweis gelungen, daß die Ameisen (wenigstens die von ihm beobachteten Arten) ihre Spur aktiv, durch Betupfen des Bodens mit dem Sekrete ihrer Analdrüsen markieren. Sodann tritt Santschi mittels einer Reihe sehr hübscher Experimente den exakten Beweis an, daß das Piéron-Cornetzsche Phänomen der Beibehaltung der Richtung nach Transport (oder — wie er es treffend nennt: das Phänomen der »virtuellen Orientierung«)

tatsächlich in allen Fällen, wo es auftritt[1]), auf visueller Orientierung nach einer entfernten stabilen Lichtquelle oder nach einem großen, stark beleuchteten Gegenstande beruht. Die aus zahlreichen schmal-konischen Einzelfazetten zusammengesetzten Insektenaugen scheinen Santschi für eine genaue sinnliche Lokalisation entfernter Lichtquellen ganz besonders geeignet zu sein, da sie jeweilen nur den mehr oder weniger senkrecht einfallenden Lichtstrahlen den Zutritt zu der lichtempfindenden Sinnesfläche gestatten, alle schrägen Strahlen dagegen abblenden, bzw. in ihren mit Pigment ausgekleideten Wänden absorbieren: Hat beispielsweise eine Ameise auf dem Hinweg das Bild der Sonne mit den hinteren Fazetten des linken Auges wahrgenommen, so braucht sie sich beim Rückweg nur so einzustellen, daß dieses Bild jetzt in die entsprechenden vorderen Fazetten des rechten Auges fällt, und ihr Rückmarsch wird dem Hinmarsch parallel sein. Die Fazettenaugen der Ameisen sind also nach Santschi gewissermaßen Lichtkompasse, welche den Tieren mit Hilfe eines speziell angepaßten (modifizierten) visuopsychischen Mechanismus (automatische Reversion auf korrespondierende bzw. reziproke Punkte) eine ziemlich exakte Rückkehr zum Ausgangspunkte ermöglichen.

Die experimentellen Tatsachen, die Santschi zur Stütze seiner geistvollen Theorie anführt, sind z. T. ganz neue und originelle. Am beweiskräftigsten sind jedenfalls seine Spiegelversuche (95): Bei heimkehrenden Ameisen beschattete Santschi das Terrain durch einen großen Schirm und projizierte nun das Bild der Sonne mittels eines großen Spiegels auf die gegenüberliegende Seite: Die Tiere kehrten sofort um und wanderten so lange in der falschen Richtung (vom Neste weg) als der Spiegel funktionierte; sobald Santschi den Spiegel entfernte und die natürliche Sonne wieder scheinen ließ, kehrten die Ameisen wieder um und nahmen ihre frühere Richtung wieder auf. Wurde die falsche Sonne nur in einem Winkel von 90° zu ihrer wirklichen Stellung projiziert, so wich die Ameise entsprechend auch nur in einem rechten Winkel von ihrer früheren Orientierung ab. Der Spiegelversuch ergab sogar auf Ameisenstraßen noch deutlich positive Resultate (96). — Ferner transportierte Santschi verschiedene Ameisen *(Messor)* von einer geraden Heerstraße auf

[1]) Bezeichnenderweise konnte Santschi bei der blinden Ameise *Solenopsis Lou* das Phänomen der virtuellen Orientierung (mittels Viehmeyers Methode: Drehung des Glasbehälters) nicht hervorbringen.

eine zweite, die vom selben Neste, aber in ziemlich entgegengesetzter Richtung abging: Die Tiere gingen mit ihrem Getreidekorne regelmäßig falsch, d. h. sie verfolgten die Straße entsprechend ihrer virtuellen Orientierung nach der Lichtquelle in der Richtung vom Neste weg anstatt zu ihm hin, — trotz Bethes Polarisation, die sie in diesem Falle also jedenfalls nicht beachteten! Im weiteren wiederholte Santschi Lubbocks Drehungsexperimente im Freien, indem er sich eines rotierenden Kartons bediente, auf den er die Ameisen steigen ließ; ferner stülpte er über eine einzeln in der Richtung zum Neste wandernde Ameise einen oben perforierten Kessel, um die Lichtorientierung auszuschließen. Die Resultate dieser Versuche deckten sich vollkommen mit den entsprechenden von Lubbock: Im ersten Falle glichen die Ameisen jede Drehung des Kartons sofort aus, im zweiten waren sie vollständig unfähig, die Richtung einzuhalten.

Natürlich ließ es Cornetz bei dieser Abfertigung seiner Richtungssinn-Theorie nicht sein Bewenden haben, und so hat sich jüngst zwischen ihm und Santschi eine lebhafte literarische Fehde entsponnen, deren Ausgang noch nicht abzusehen ist. Der Beweiskraft von Santschis Experimenten weichend gibt Cornetz zwar jetzt das Vorkommen der Lichtorientierung unumwunden zu, doch will er diesem Faktor lediglich die Rolle einer untergeordneten, keineswegs regelmäßig benutzten und an sich vollständig entbehrlichen Hilfskonstanten zuerkennen. Gegen die von Santschi behauptete überragende Bedeutung des Gesichtssinnes, insonderheit des Lichtsinnes, bei der Einzelorientierung macht er hauptsächlich zwei Einwände geltend: Einmal soll das Piéronsche Phänomen nach seinen neuesten Beobachtungen (41) auch dann eintreten, wenn der Transport aus besonntem Terrain in den Schatten und in eine Umgebung erfolgte, wo die Richtung der Lichtstrahlen (infolge Reflexion) eine ganz andere, ja sogar direkt entgegengesetzte sei (näheres hierüber im speziellen Teil B.), und zweitens erinnert Cornetz an die bekannte Tatsache, daß Ameisen nicht selten zu einem am Morgen besuchten Futterplatze des Abends wieder zurückkehren (nach stundenlanger Unterbrechung ihrer Visiten) und dabei die Richtung mit großer Genauigkeit innehalten, obschon jetzt natürlich die Lichtstrahlen aus einer ziemlich entgegengesetzten Richtung fallen. Auch ein allfälliges Lokalgedächtnis (visueller oder topochemischer Art) könne dabei nicht in Frage kommen, da man die Topik des Bodens von Grund aus

verändern könne, ohne daß die Sicherheit dieser Reorientierung dadurch wesentlich leide.

Diese Einwände sucht nun Santschi (97, 98a) seinerseits wieder durch verschiedene neue Hypothesen zu entkräften, deren experimentelle Begründung er uns allerdings vorerst noch schuldig bleibt. Zunächst erweitert er seine Lichtkompaßtheorie dahin, daß er neuerdings nicht mehr so sehr die Orientierung nach einer einzigen Lichtquelle (der Sonne) in den Vordergrund seiner Lehre stellt, sondern mehr Gewicht legt auf die Gesamtanordnung der »leuchtenden Zonen«, wie sie sich dem Fazettenauge der den Horizont betrachtenden Ameise in ziemlich distinkter räumlicher Lokalisation darbieten muß. Wenn also — wie beim Transportexperiment — die hellsten Zonen (die Sonne z. B.) aus dem Gesichtsfelde verschwinden, so bleiben noch immer genug Nebenzonen übrig, nach denen die Ameise, da sie dieselben gleichfalls apperzipierte, sich zur Not noch orientieren kann. Des weiteren hält Santschi — nach der Struktur des Fazettenauges, deren schmalröhrenförmige Ommatidien eine weitgehende Abblendung überflüssiger Lichtstrahlen ermöglichen — auch die Wahrnehmung der Sterngruppierungen selbst bei Tage (oder anderer, uns unsichtbarer Lichtstrahlen), nicht für ausgeschlossen! Das würde natürlich eine Fülle neuer Möglichkeiten eröffnen, — man denke nur an die absolut konstante Lage des Polarsternes! Was endlich den zweiten Einwand von Cornetz anbelangt, so betont Santschi, daß derselbe wohl die allgemeine Lichtorientierung, nicht aber jede visuelle Orientierung überhaupt zu treffen vermöchte. Denn die größeren Objekte der Umgebung (Bäume, Häuser usw.) stehen am Abend genau am selben Fleck wie am Morgen und werden auch durch die von Cornetz vorgenommenen Veränderungen der Bodenbeschaffenheit in keiner Weise betroffen! Aber selbst Lichtorientierung sei nicht so ohne weiteres auszuschließen, denn es wäre ja denkbar, daß die Ameisen bei ihren Ausgängen zu verschiedenen Tageszeiten die verflossene Zeit in Rechnung brächten und darnach eine entsprechende Verschiebung der Lokalisation der Lichtquelle im Fazettenauge, eine »zeitliche Korrektur« derselben vornähmen. —

In einer kürzlich erschienenen Arbeit (51) hat jüngst auch Ch. Ernst zur Frage der Raumorientierung der Ameisen Stellung genommen. Auch Ernst bezeichnet den Cornetzschen absoluten Richtungssinn als eine zweite Auflage der mystischen unbekannten Kraft von Fabre-Bethe und kommt auf Grund eigener Drehungs-

versuche (die im wesentlichen eine unvollständige Wiederholung der Lubbockschen sind) zu dem Schlusse, daß das Phänomen der konstanten Richtungseinhaltung bei Drehung der Unterlage auf Einstellung nach der Lichtquelle beruht. Durch geschicktes Manövrieren bei Drehungen um 90° gelang es ihm sogar wiederholt, die Ameisen *(Lasius niger)* von ihrer Straße in rechtwinklig abzweigende (spurfreie!) Seitenpfade abzulenken. Im übrigen steht Ernst ungefähr auf dem Boden der topochemischen Theorie von Forel, hält eine Orientierung an sukzessiven Wegmarken (Erdkrümchen und dergleichen) für möglich und verwirft die Wasmannsche Fußspurtheorie als Erklärung des Polarisationsphänomens. Interessant ist sein Nachweis des Vorkommens einer rein topographischen Orientierung (bei *L. niger*): Entgegen den Resultaten Lubbocks[1]), sah er bei seitlicher Verschiebung eines Steinchenwalles, dem die Spur entlang führte, daß die Ameisen nun von der Bruchstelle an nicht mehr der jetzt freiliegenden Fährte, sondern wie bisher »den gewohnten räumlichen Wegmarken« folgten.

Überblicken wir nach diesem Rundgange nochmals kurz den Entwicklungsgang, den die Lehre von der Raumorientierung bei den Ameisen von Bonnet bis Santschi genommen hat, so können wir feststellen, daß sich die Ansichten der Autoren von der ursprünglichen Annahme der Alleinherrschaft des Geruchssinnes mehr und mehr zugunsten einer weitgehenden Beteiligung des Gesichtssinnes bei der Fernorientierung verschoben haben. So hat auch die rätselhafte Erscheinung der virtuellen Orientierung nach Transport oder Drehung den Charakter des Wunderbaren mehr und mehr eingebüßt, so daß heute das Problem der Raumorientierung bei den Ameisen, wenigstens in seinen Grundzügen, als in physiologisch wie psychologisch befriedigender Weise gelöst betrachtet werden darf. Nichtsdestoweniger gibt es auch hier, wie wir sahen, im einzelnen noch Kontroversen genug, und namentlich dürfte es im Hinblick auf die nie aussterbenden Versuche, die in Rede stehenden Erscheinungen auf geheimnisvolle unbekannte Kräfte zurückzuführen, angebracht sein, auch einmal die allgemeinen psychophysiologischen Grundlagen der Orientierungsphänomene einer genaueren Analyse zu unterziehen und ihre allgemeinen mnemischen Gesetze festzustellen. — Diese Aufgabe soll uns im ersten Teile dieser Arbeit beschäftigen.

[1]) Vgl. S. 3, Versuche mit der Holzklötzchenallee.

Anhang.

Über Raumorientierung bei anderen Tieren.

A. Insekten.

Die staunenswerte Fähigkeit gewisser *Lepidopteren*, ihre Weibchen aus meilenweiten Entfernungen zu wittern, interessiert uns hier nicht weiter, da es sich dabei zweifellos um eine direkte, durch einen ungemein verfeinerten chemischen Sinn vermittelte Fernorientierung handelt.

Das weitgehende Orientierungsvermögen der fliegenden *Hymenopteren*, namentlich der *sozialen*, hat zu einer Reihe von Kontroversen Anlaß gegeben, die ihren Ausgang zumeist von der durch Fabre und Bethe postulierten Existenz einer unbekannten Fernkraft bei diesen Tieren nahmen:

Fabre (55 c bis e) transportierte Mauerbienen *(Chalicodoma)* in einer rotierenden Schachtel 4 km vom Neste fort: 30 bis 50 % kehrten zurück und zwar die ersten schon nach 5 bis 15 Minuten! Nun ließ Fabre die Bienen an einem 4 km entfernten und durch einen waldigen Hügelzug vom Neste getrennten Orte fliegen: Die Zahl der zurückkehrenden Tiere (die ersten nach $1^3/_4$ Stunden) betrug 20 %. Andere Bienen wurden teils direkt, teils auf einem komplizierten 9 km langen Umweg nach einem 3 km Luftlinie entfernten Orte gebracht: Es kehrten in beiden Fällen etwa 40 % zurück.

Endlich versuchte Fabre auf Darwins Rat, die Tiere durch Anbringen einer kleinen Magnetnadel am Rücken zu desorientieren: Das Resultat war, wie zu erwarten stand, vollständig negativ. Anstatt nun aus diesen hübschen Versuchen den Schluß zu ziehen, daß die *Chalicodoma* sich mit Hilfe visueller Erinnerungsbilder heimfinden, glaubte Fabre hier vor einen Rätsel zu stehen, daß nur durch die Annahme einer noch »völlig unbekannten Richtungskraft« zu lösen sei, und das, trotzdem ihm andere, an *Pompilus* (55 a) gemachte Versuche schon früher bewiesen hatten, daß Hymenopteren sehr wohl imstande sind, auch von einer nur einmal flüchtig erblickten Örtlichkeit sehr genaue visuelle Bilder zu fixieren[1]).

Bethe (5) wiederholte sodann Fabres Experimente mit dem gleichen Erfolge bei der *Honigbiene:* Er stellte fest, daß die Bienen nicht »zum Stocke zurückfliegen«, sondern lediglich »zu einer bestimmten Stelle im Raume, welche für gewöhnlich allerdings der Bienenstock ist«: Denn wenn er den Stock einige Meter rückwärts bzw. seitwärts rückte oder um 90 bis 180° drehte, so sammelten sich alle heimkehrenden Bienen genau an der Stelle im Raume, wo sich früher das Flugloch befunden hatte. Ferner fanden

[1]) Diese Wegwespen pflegen ihre Beute (Spinnen) nach deren Überwältigung vorläufig auf einem erhöhten Punkte (Grasbüschel oder dgl.) zu deponieren, um dann irgendwo in der Nähe ein primitives Erdnest zu graben. Von Zeit zu Zeit unterbrechen sie jedoch ihre Arbeit und fliegen zu ihrem Opfer zurück, wie um sich zu überzeugen, ob es noch da sei. Als nun Fabre die gelähmte Spinne während der Abwesenheit der Wespe viermal nacheinander an einen andern Ort brachte, flog der *Pompilus* jedesmal genau zu der Stelle, wo die Spinne jeweilen zuletzt gewesen und begann erst dann die verschwundene Beute zu suchen.

Ähnliches beobachtete Ferton (56) bei *Osmia rufohirta*, deren (in einem Schneckenhaus angelegtes) Nest er sukzessive an drei verschiedene Orte versetzte. Doch flog diese Wespe — im Gegensatze zu *Pompilus* — jeweilen nicht direkt zu dem Punkte wo das Nest zuletzt gewesen, sondern beschrieb schließlich eine winklige Kurve, deren Ecken annähernd den früheren Standorten des Nestes entsprachen.

sich seine Bienen ganz ebensogut zum Neste zurück, wenn er sie mitten in der Stadt aussetzte, wie wenn er sie im freien Felde fliegen ließ, obwohl sie nach Bethes Ansicht die Stadt unmöglich »kennen« konnten, da sie nur auf den Wiesen der Landschaft fouragierten. Das Umhauen einer großen Platane, die neben dem Stocke stand, schien die Orientierung der Bienen nicht im mindesten zu beeinträchtigen, obschon durch deren Verschwinden die ganze Umgebung wesentlich verändert erschien. Auch die Amputation der Antennen beraubte die Bienen der Fähigkeit nicht (wenigstens aus der Nähe) geradlinig zum Stocke zurückzufliegen; — ebensowenig das Anbringen einer Magnetnadel an ihrem Körper nach Fabre-Darwin. Aus alledem schloß Bethe, daß die Bienen weder durch eine in der Luft zurückgelassene Geruchsspur, noch durch den Gesichtssinn zum Stocke zurückgeleitet werden, sondern durch eine »völlig unbekannte Kraft, welche sie zwingt, zu der Stelle im Raume zurückzukehren, von der sie fortgeflogen sind«.

Die Argumente Bethes (und Fabres) wurden in der Folge namentlich durch v. Buttel-Reepen (15), einen unserer gründlichsten Bienenkenner, einer eingehenden Kritik unterzogen und durch eine Reihe sinnreicher Gegenexperimente vollständig widerlegt. Er zeigte erstens: daß junge, eben ausgeschlüpfte Bienen sich schon aus einer Entfernung von nur 30 bis 40 m nicht mehr zum Stocke zurückzufinden vermögen; zweitens: daß auch alte Bienen die gleiche Unfähigkeit beweisen, sobald ihr Stock über Nacht an einen fremden, 7 km von dem alten Standort entfernten Ort versetzt wird; drittens: daß die jungen Bienen die Umgebung ihres Stockes ganz allmählich durch sukzessive weiter ausgedehnte »Orientierungsflüge« kennen lernen (ganz das nämliche hatte Bates (2) schon 1873 konstatiert, desgleichen sahen C. und E. Peckham (87) den spiraligen Orientierungsflug bei *Pompilus*, *Sphex* und *Cerceris*). Viertens konnte v. Buttel bei der Rückkehr seiner Bienen keineswegs immer jene mathematische Präzision beobachten, von der Bethe sprach, und fünftens sah er häufig, wie plötzliche starke Beleuchtungsveränderungen die Orientierungsfähigkeit der Bienen stark beeinträchtigten. Im ganzen kommt v. Buttel zu dem Schlusse, daß die Fernorientierung der Bienen (wie die der Brieftauben, siehe unten) im wesentlichen auf einem relativ hochentwickelten visuellen Ortsgedächtnis beruht.

Romanes (94) setzte Bienen eines am Meere gelegenen Stockes in einiger Entfernung von der Küste auf dem Meere aus. Keine einzige Biene fand sich zurück; das gleiche Experiment haben später Yung (117) [auf dem Genfersee] und Bethe (7) selbst mit dem gleichen Erfolge wiederholt. Daraufhin erklärte Bethe nun plötzlich wieder, daß die Orientierung der Bienen doch auf einer in der Luft zurückgelassenen chemischen Spur beruhen müsse und schlug damit seine eigenen früheren Experimente ohne weiteres wieder in den Wind; — ein Widerspruch auf welchen auch Kathriner (76) mit Recht aufmerksam gemacht hat. Daß die Fernorientierung nicht nur der Bienen, sondern auch der übrigen nestbauenden fliegenden Hymenopteren tatsächlich auf nichts anderen als auf assoziierten visuellen Gedächtnisbildern beruht, wurde dann in der Folge namentlich auch durch Forels (62, 67) eingehende Experimente, sowie durch wichtige Beiträge von Marchand (83), Bonnier (11) u. a. über allen Zweifel sichergestellt.

B. Bei Vögeln.

Auch die erstaunliche Heimkehrfähigkeit der Brieftauben[1]) hat wiederholt zu den abenteuerlichsten Hypothesen Anlaß gegeben, von denen manche bis in alle

[1]) Eine gute Brieftaube findet sich, nachdem sie in einem verschlossenen Korbe 300 bis 500 km weit transportiert worden ist, mit unfehlbarer Sicherheit und in kürzester Zeit zu ihrem Neste zurück.

Einzelheiten an die unbekannte Kraft eines Fabre, Bethe und Cornetz erinnern und bei denen ebenfalls meist alles andere eher in Betracht gezogen wurde, als die naheliegende Möglichkeit des Vorhandenseins eines umfassenden visuellen Ortsgedächtnisses bei diesen Tieren.

Nach Toussenel (105) orientieren sich die Vögel nach der Verschiedenartigkeit der Windströmungen, wie sie aus den vier Himmelsgegenden kommen: Sie sollen aus Erfahrung wissen, daß aus Norden kalte, aus Süden warme, aus Osten trockene, aus Westen feuchte Winde wehen.

Berthelot (4) zufolge sollen die Vögel sogar eine »absolute« Kenntnis der vier Kardinalpunkte des Raumes besitzen, die sie selbst mitten auf dem Meere nicht verläßt! Viguier (109) nahm an, daß diese Fähigkeit auf einer sinnlichen Wahrnehmung des Erdmagnetismus beruhe, und Duchatel (47) glaubt direkt an Telepathie (!), indem die Tauben gewisse »infraluminöse« Strahlen wahrnehmen sollen, welche sich angeblich nicht radiär propagieren, sondern der Erdrundung folgen. Reynaud (84 bis 86) stellte die Behauptung auf, daß die Brieftauben beim Rückfluge stets genau der Hinwegroute folgen (Loi du contre-pied) und führte die Orientierung dieser Tiere demgemäß auf eine minutiöse Registrierung und nachfolgende Reversion sämtlicher unterwegs erfahrener (passiver) Winkeldrehungen, sowie der Streckenlängen zurück — eine Theorie, die in ähnlicher Form schon früher von Darwin und Lloyd Morgan verfochten wurde und die, wie wir sahen, später von Piéron auch auf den Orientierungsmodus der Ameisen angewendet worden ist.

Nach Cyon (44, 45) ist die Fernorientierung der Tauben ein komplizierter Vorgang, der in erster Linie auf dem Gesichtssinn (bzw. auf visuellem Ortsgedächtnis) in zweiter Linie aber noch auf einem besonderen, von ihm postulierten »Nasalsinn« beruht; — auf eine Beteiligung der Nase bei der Orientierung schloß Cyon aus einem einzigen Experiment, wobei eine Taube, deren Nasenlöcher mit Collodium verstopft worden waren, erst nach vielen Umwegen und mit kolossaler Verspätung zurückkehrte.

Die Magnetismushypothese Viguiers wurde seinerzeit schon von Darwin mit der Begründung zurückgewiesen, daß eine solche Kenntnis der Lage der Pole den Tieren nur so lange nützen würde, als sie in der Nord-Südrichtung reisen, dagegen sofort versagen müßte, sobald sie verschiedene Längengrade kreuzen. Den gleichen Einwand erhob auch Cyon gegen diese Lehre; nur Claparède (17) findet (gegen Forel), daß dieselbe »nichts Mystisches« an sich habe (!), sobald man nur (mit Viguier) annehme, daß die Tauben zugleich den Winkelgrad wahrnehmen (wie?), den ihre Richtung jeweilen mit dem Polmeridian bildet.

Caustier (16) glaubte die Möglichkeit einer visuellen Fernorientierung wegen der Rundung der Erdoberfläche ausschließen zu müssen. Demgegenüber machte Forel (61) — eigentlich zum ersten Male — darauf aufmerksam, daß man bei allen diesen Erörterungen beständig vergessen habe, daß die Tiere doch auch imstande seien, optische Erinnerungsbilder im Gehirne festzuhalten und sich später nach denselben — also indirekt — zu orientieren. Die Fernorientierung der Brieftauben sei daher einfach ein auf assoziiertem visuellen Gedächtnis beruhendes Phänomen, das bei dem weiten Gesichtskreis, wie ihn ein scharfsichtiges, frei in beträchtlicher Höhe über dem Boden fliegendes Geschöpf gewinnen müsse, nichts Wunderbares an sich habe[1]). Diese — man kann wohl sagen, einzig vernünftige Ansicht des berühmten Psychologen wurde denn auch durch eine große

[1]) Die mächtigen Lobi optici der Vögel dienen sicher auch nicht lediglich dem reflektorischen bzw. dem primären Sehen, sondern es dürfte in denselben auch eine weitgehende sekundär mnemische Verarbeitung der optischen Eindrücke stattfinden!

Reihe exakt-experimenteller Nachprüfungen zahlreicher Autoren, welche sich später mit der Frage noch befaßten, im vollen Umfange bestätigt:

Exner (54) narkotisierte eine Anzahl Tauben oder galvanisierte ihren Kopf während der ganzen Dauer des Transportes und sah sie ebenso rasch und sicher zurückkehren wie die nicht narkotisiert gewesenen Kontrolltiere; dagegen verirrten sich junge Tiere — gleichviel ob narkotisiert oder nicht, ausnahmslos schon in ganz geringer Entfernung vom Taubenschlage. Hachet-Souplet (70) stellte fest, daß blindgewordene Brieftauben, die vordem ausgezeichnete Fernflieger waren, sich schon vier Meilen vom Taubenschlag vollständig verirrten; er sah ferner seine jungen Tauben förmliche Orientierungsflüge auf sukzessive zunehmende Entfernungen (ganz ähnlich, wie die jungen Bienen) ausführen, er widerlegte das Loi du contre-pied von Reynaud durch sorgfältige Beobachtungen als eine Fabel; endlich fand er, daß die Reorientierung der Brieftauben rascher und sicherer erfolgt, wenn sie auf Hügeln und Bergen, als wenn sie in der Tiefe von Tälern freigelassen werden.

Nach Rodenbach (93) fliegen Brieftauben, die bei Nacht ausgesetzt werden, nicht, sondern warten ruhig den Morgen ab.

Auch Hodge (72) konstatierte den enormen Einfluß der Übung auf die Orientierungsfähigkeit der jungen Brieftauben; nach diesem Autor benehmen sich diese Vögel bei der Fernorientierung überhaupt ganz ähnlich wie sich ein Mensch unter analogen Verhältnissen etwa benehmen würde: Sie nehmen prominente Gegenstände (Türme usw.) als Anhaltspunkte, lassen sich durch Ähnlichkeiten der äußeren Form leicht täuschen usw.

Es haben somit alle Versuche, die Fernorientierung der Brieftauben auf andere, als die bekannten sinnlichen und mnemischen Einflüsse zurückzuführen, nach der Reihe ein klägliches Fiasko erlitten.

C. Bei Säugern und beim Menschen.

Was über Fernorientierung bei Säugern »bekannt« ist, beschränkt sich im wesentlichen auf jene besonders von den Tageszeitungen und populärwissenschaftlichen Blättern kolportierten anekdotenhaften Geschichten von wunderbarer Rückkehr von Hunden, Katzen usw. zu ihrem früheren Domizil, aus Entfernungen von 20 bis 100 km und mehr. Seitdem aber Alix (1) und Yung (116) sich die Mühe nahmen, einigen dieser Fälle etwas näher nachzugehen und dieselben teils als grobe Übertreibungen, Verwechslungen, teils als direkte Erfindungen entlarvten, — seitdem haben wir allen Grund, jeweilen schon die nackte Tatsächlichkeit derartiger Berichte von vornherein in Zweifel zu ziehen. Exakte psychophysiologische Beobachtungen über das Zustandekommen der Fernorientierung wurden bei Säugetieren (mit Ausnahme des Menschen) meines Wissens bisher überhaupt nicht — wenigstens nicht in systematischer Weise — angestellt.

Aus Versuchen, die Kinnaman (77) an Affen *(Macacus Rhesus)* machte, die er durch ein Labyrinth zum Futter wandern ließ, scheint hervorzugehen, daß komplizierte topisch-kinästhetische

Sukzessionen im Verein mit optischen Eindrücken niederer Stufe beim Zustandekommen einer mehr minder unbewußten räumlichen Orientierung eine viel größere Rolle spielen, als man auf den ersten Blick erwarten würde[1]).

Was den Menschen anbetrifft, so legen gerade Angehörige primitiver Rassen — nach den Berichten zahlreicher Forschungsreisender — gelegentlich eine erstaunliche Fähigkeit an den Tag, sich selbst in öden Wüsteneien anscheinend ohne jede äußeren Anhaltspunkte zurechtzufinden. Namentlich die von Cornetz (18) an algerischen Saharajägern gemachten Beobachtungen sind in dieser Hinsicht bemerkenswert. Diese ganze Frage ist aber meines Erachtens noch gänzlich unaufgeklärt und bedarf dringend eines genaueren wissenschaftlichen (auch experimentellen!) Studiums.

Daß die Raumorientierung auch beim Menschen keineswegs ausschließlich auf optischem Wege zustande kommt, geht schon daraus hervor, daß diese Funktion bei peripher Blinden wenigstens für die Nähe durchaus nicht gestört erscheint. Der geübte Blinde bewegt sich in ihm bekannten Räumen, ja selbst in den Straßen einer ihm bekannten Stadt annähernd mit der Sicherheit eines Normalen; es scheinen somit die kombinierten topisch-kinästhetischen (und akustischen) Engrammsukzessionen[2]), welche diese Leute im Laufe häufig wiederholter Gänge sich erwerben, den ungeheuren Ausfall der visuellen Engraphie fast vollständig kompensieren zu können. Und wie fest und sicher solche komplizierten kinästhetischen Sukzessionen im Gedächtnis haften können, zeigt der Fall eines mir bekannten (allerdings sehr intelligenten) Blinden, der, als er die Stadt Berlin nach 12jährigem Intervall zum zweitenmal besuchte, den 10 Minuten langen Weg vom Bahnhof zu dem Hotel, in dem er damals abgestiegen war, mit großer Sicherheit wieder einzuschlagen vermochte!

Auf der andern Seite ist die Fähigkeit der räumlichen Orientierung bei Rindenblinden und namentlich bei der sogenannten »Seelenblindheit« (optischen Agnosie) fast regelmäßig erheblich gestört, — bei der Rindenblindheit wohl infolge Wegfalls des peripheren Gesichtsfeldes und daher rührendem Ausfall der reflektori-

[1]) Ähnliche »Labyrinthversuche« stellt Yerkes beim Flußkrebs (114) und beim Frosche (115) an.

[2]) Der sogenannte »Distanz-Tastsinn« der Blinden ist wohl nichts anderes als ein assoziiertes Zusammenwirken sehr subtiler thermischer (vielleicht auch Luftdruck —?) Hautempfindungen mit akustischen Eindrücken, wobei den letzteren zumeist die Hauptrolle zufallen dürfte.

schen Augeneinstellungsbewegungen, welche ausschließlich von den peripheren Netzhautteilen ausgelöst werden (v. Monakow). Bei der Seelenblindheit dagegen handelt es sich um eine Erschwerung bzw. Unfähigkeit der Ekphorie der visuellen Engrammkomplexe (»Gesichtsvorstellungen«), bei Erhaltensein der Schreflexe und teilweise auch der primären kortikalen Projektion der Gesichtsbilder. Die Kranken »sehen« also wohl noch (»primäre Identifikation«), vermögen aber, infolge Unterbrechung der von den Sehzentren zu den übrigen Rindenabschnitten führenden Assoziationsbahnen, das Gesehene nicht mehr zu erkennen, d. h. die Formbilder usw. mit den entsprechenden früher deponierten Engrammkomplexen sekundär zu identifizieren. Diese Ekphorie visueller Vorstellungen ist auch von andern Rindenteilen (z. B. von der Hörsphäre aus) erschwert oder aufgehoben, so daß z. B. bei höheren Graden auch die Namensnennung eines Gegenstandes das Bild desselben nicht mehr im Bewußtsein auftauchen läßt.

Da nun aber, wie wir soeben sahen, der angeboren peripher Blinde sich trotz völligem Mangel sowohl der visuellen Raumvorstellungen als auch der optisch-kinästhetischen Bewegungsvorstellungen sich im Raume leidlich zu orientieren vermag, so kann die Orientierungsstörung bei der Rinden- bzw. Seelenblindheit auch nicht ausschließlich auf dem sekundären Ausfall dieser Engramme beruhen — es sei denn, daß man bei diesen Störungen auch eine Unfähigkeit zur Ekphorie der kinästhetischen Engramme von der übrigen Körperfühlsphäre aus annehmen würde. Eine solche Annahme entspricht nun aber der Wirklichkeit keineswegs, und ich neige daher mit v. Monakow zu der Deutung, daß die schwere Orientierungsstörung bei der optischen Agnosie eine im Prinzip temporäre Erscheinung ist, die im wesentlichen auf den fortgesetzten optischen Täuschungen beruht, denen diese Patienten bei dem mangelhaften Erkennen ihrer Gesichtsbilder ausgesetzt sind. Damit würde gut übereinstimmen, daß die Orientierungsstörung der Seelenblinden bei längerer Dauer der Krankheit meist erheblich zurückgeht, so daß die Patienten sich später — solange sie ihren unbewußten Mechanismen überlassen bleiben — in den ihnen bekannten Räumen wieder ganz gut zurechtzufinden vermögen (v. Stauffenberg). Daß aber, wie Stauffenberg will, zur Erklärung dieser Erscheinung ein sekundäres Inkrafttreten subkortikaler optisch-mnemischer Abläufe zu postulieren sei, erscheint mir nach dem oben Gesagten keineswegs notwendig. Vor allem scheint mir noch gar nicht bewiesen, daß diese leidlich gute

Orientierung im Raume in den späteren Phasen der Seelenblindheit wirklich vorwiegend auf einer, wenn auch primitiven Synthese optischer Eindrücke beruht: es wäre ja auch ungekehrt möglich, daß die Kranken es allmählich lernen würden, von den sie irreführenden chaotischen Gesichtswahrnehmungen mehr und mehr zu abstrahieren und sich nunmehr, ähnlich wie die peripher Blinden, vorwiegend den ihnen von den andern Sinnessphären gelieferten Orientierungszeichen und von ihren kinästhetisch-mnemischen Sukzessionen leiten zu lassen. Doch ist m. E. dabei auch eine Neueinübung kortikaler optisch-mnemischer Sukzessionen — wenn auch in bescheidensten Grenzen — nicht absolut ausgeschlossen! Sollte sich aber die Ansicht v. Stauffenbergs durch spätere, eigens auf diesen Punkt zu richtende Untersuchungen bestätigen, so wäre dieser Befund allerdings von größter prinzipieller Bedeutung für unsere Auffassung vom Zustandekommen der Raumorientierung beim Menschen und bei den höheren Tieren: Denn in diesem Falle wäre die visuelle Raumorientierung aus einem zunächst hochbewußten[1]), zu einem verhältnismäßig primitiven Vorgang gestempelt, dessen Mechanismus sich im Prinzip rein unbewußt, auf Grund festgefügter mnemischer Automatismen abspielen würde.

[1]) Daß die Orientierung in bekannter Gegend stundenlang rein automatisch (unbewußt) sich abwickeln kann, lehrt die tägliche Erfahrung: Während des täglichen Ganges ins Geschäft kann man z. B. ruhig die Zeitung lesen, ohne ein einziges Mal aufblicken zu müssen: Die von den peripheren Netzhautteilen aufgefangenen Reize genügen vollkommen, um — im Verein mit den kinästhetischen u. a. Erinnerungsbildern — den ganzen komplizierten sekundären Automatismus im Gange zu erhalten.

I. Allgemeiner Teil.

Die psychophysiologischen Grundlagen der Orientierung im Raume.

1. Vorbemerkungen zur Terminologie.

Um Unklarheiten und Mißverständnissen, wie sie leider gerade auf vergleichend-psychologischem Gebiete an der Tagesordnung sind, nach Möglichkeit vorzubeugen, werde ich mich in den folgenden Ausführungen, und zwar sowohl im allgemein theoretischen wie im experimentellen Teil konsequent einer einheitlichen Terminologie bedienen, deren Grundzüge ich hier kurz vorausschicken will.

A. Mnemische (psychologische) Terminologie.

Meine psychologische Terminologie ist im wesentlichen diejenige, welche R. Semon (99—101) mit so großem Erfolg in die Biologie der mnemischen Erscheinungen eingeführt hat; denn diese Terminologie scheint mir zurzeit noch immer die beste, ja einzige Gewähr einer wirklich neutralen nichts präjudizierenden und vor allem nichts vermenschlichenden Darstellung vergleichend-psychologischer Probleme zu bieten. Aus diesem Grunde versuche ich es hier zum ersten Male, die Begriffe Semons überall konsequent und an erster Stelle in Anwendung zu bringen und die bisherigen unklaren, abgegriffenen und daher vieldeutigen Bezeichnungen jeweilen nur da, wo es unbedingt wünschbar schien, in Klammern oder Anführungszeichen beizufügen. Eine eingehende Definition bzw. logische Entwicklung der Semonschen Begriffe an dieser Stelle zu geben, erschien mir nicht erforderlich, da die Kenntnis der beiden Hauptwerke dieses Forschers heute doch wohl bei der Mehrzahl der Psychologen, Biologen und Physiologen vorausgesetzt werden darf.

Es ist Semon wiederholt der Vorwurf gemacht worden, daß seine Lehre über das innere Wesen der mnemischen Vorgänge eigentlich gar nichts Neues aussage, sondern im Grunde nur eine komplizierte Umschreibung und begriffliche Neufassung alt-

bekannter Tatsachen sei. Das mag für Einzelheiten teilweise zutreffen; allein es hieße die wahre Bedeutung des ganzen imposanten Gebäudes der Mnemetheorie vollständig verkennen, wollte man dieselbe etwa lediglich als neue »Gedächtnistheorie« auffassen! Die hervorragende Tat Semons besteht vielmehr darin, zum ersten Male den überzeugenden Nachweis erbracht zu haben, daß alle organischen Reproduktionsphänomene — mögen sie nun als erbliches »Artgedächtnis« (Instinkt), als morphogene »Selbstdifferenzierung« des Embryos oder als erworbenes Individualgedächtnis in die Erscheinung treten — nicht etwa nur per analogiam, sondern in Tat und Wahrheit wesensverwandt und den nämlichen Grundgesetzen unterworfen sind. Aber erst die Schaffung einer mit strenger Logik aufgebauten universellen Terminologie ermöglichte es, diese Gesichtspunkte nun auch auf jene Äußerungen des individuellen assoziativen Neurongedächtnisses anzuwenden, welche bisher immer als ausschließliche Domäne der alten introspektiven Psychologie betrachtet wurden und so die vergleichende Tierpsychologie ein- für allemal auf die objektive Basis einer »vergleichenden Physiologie der individuellen Mneme« zu stellen.

Damit erfüllen wir aber auch zugleich ein selbstverständliches Postulat, das in dem Satze der neuropsychischen Identität (Forel) begründet ist — ein Postulat, das zwar theoretisch längst Gemeingut der objektiven Naturforschung geworden ist, dessen praktische Konsequenzen zu ziehen man sich aber aus mir nicht recht verständlichen Gründen vielfach immer noch scheut. Denn gerade die Physiologen, mit ihrem prinzipiellen Mißtrauen gegen alles, was auch nur von ferne wie »Psychologie« aussieht, ziehen es bis auf weiteres vor, wenigstens praktisch in einem sonderbaren Dualismus zu verharren und nach wie vor den gesamten ungeheuren Kreis derjenigen Lebenserscheinungen einfach zu ignorieren, die sich nicht auf unmittelbare, direkte »reflektorische« Reizbeantwortung zurückführen lassen. M. a. W.: Die Physis hört für sie da auf, wo die individuelle Mneme beginnt! Eine derartige Beschränkung des physiologischen Arbeitsgebietes ist aber meines Erachtens auch sachlich durch nichts mehr gerechtfertigt. Die Tatsache, daß ein im individuellen Leben eines Tieres gesetzter Reiz ein Engramm hinterlassen hat, die nähere simultane und sukzessive Verknüpfung (»Assoziation«) dieser Engramme untereinander, die sekundär engraphische Wirkung und Interferenz mnemischer Reize, die Vividität (ekphorische Wertigkeit) verschiedener, in einem Komplexe vereinigter Engramme, das Eintreten oder Nichteintreten von Homophonie in einem bestimmten Falle usw.: All das sind Dinge, die in der speziellen Art der Ekphorie, bzw. der dieselbe verratenden motorischen Reaktion getreu sich widerspiegeln, und die daher auch mit genau der nämlichen physiologischen Exaktheit (im strengsten Sinne des Wortes) erforschbar und nach allen beteiligten Komponenten experimentell analysierbar sind, wie etwa gewisse komplizierte Summationsvorgänge im Rückenmark. Auf subjektive Analogieschlüsse in bezug auf allfällig stattfindende affektive oder Bewußtseinsvorgänge können wir dabei um so ruhiger verzichten, als wir der Überzeugung sind, daß diese Vorgänge, wenn sie vorhanden sind, keine Sonderexistenz im Gehirne des betreffenden Tieres führen, sondern lediglich die subjektive Spiegelung der betreffenden Neuronerregungen darstellen. Damit wird aber die »Bewußtseinsfrage« vollkommen gegenstandslos [1]).

Noch eins muß hier ausdrücklich betont werden: Daß ich die Semonschen Begriffe überall, wo ich sie anwende, zunächst nur in rein analytisch-beschrei-

[1]) Die Frage nach dem Zustandekommen des Bewußtseins bzw. nach dem Aufbau des Ich aus Neuronerregungen, ist m. E. überhaupt transzendentaler Natur und kann daher niemals Gegenstand naturwissenschaftlicher Forschung sein.

bendem Sinne verstehen werde; es liegt mir also durchaus fern, das eigentliche innere Wesen der betreffenden (wahrscheinlich sehr verwickelten) neurophysiologischen Vorgänge etwa durch Substitution dieser Termini bereits für »erklärt« zu halten!

Wo gewisse spezielle Verhältnisse bei den Ameisen oder Insekten überhaupt in Frage kommen, für welche Semon, dem allgemeinen Charakter seiner Arbeiten gemäß, keine besondere Definition geschaffen hat, schließe ich mich der Terminologie von Forel an, die sich bekanntlich an diejenige Semons aufs engste anlehnt und sich in vollkommener Übereinstimmung mit ihr befindet. Vor allem scheint mir eine endgültige Ausschaltung des alten, abgedroschenen Instinktbegriffes aus der vergleichenden Psychologie und dessen Ersatz durch die klare und eindeutige Definition von Forel (65) nachgerade dringend geboten[1]). Unter »Instinkt« verstehe ich demnach mit Forel einzig einen erblich fixierten und übertragenen (hereditären), mehrphasigen[2]) Engrammkomplex, dessen erste Phase im Leben des Einzelindividuums durch eine spezifische aktuelle energetische Situation ekphoriert wird und dessen weitere Phasen sich (unter steter Kontrolle seitens der jeweilen neu entstandenen Reizsituationen) als automatische Handlung sukzessive und mehr oder minder zwangsmäßig weiter abwickeln. Der Kürze halber werde ich im folgenden diese etwas langatmige Definition durch den Ausdruck »erblicher Engrammkomplex« ersetzen oder durch die Bezeichnung »primärer Automatismus«, sofern seine Ekphorie schon eingetreten ist (also die Instinkthandlung).

Alle solchen Äußerungen dagegen, welche nachweislich nur auf einer Ekphorie von individuell erworbenen Engramm-

[1]) Man überzeuge sich z. B., wie unklar einer der namhaftesten Vertreter der vergleichenden Tierpsychologie, nämlich Wasmann, in seinen verschiedenen Arbeiten (namentlich auch in 112) die Ausdrücke »Instinkt« und »instinktiv« noch immer anwendet! Wasmann gebraucht diese Begriffe ganz unterschiedslos für alle möglichen, wenn nicht für alle Äußerungen der tierischen Psyche, auch da, wo es sich zweifellos um hochkomplexe plastische Anpassungen auf Grund von individuell erworbenen Erfahrungen handelt, lediglich deshalb, um auch jeden Schein dessen zu vermeiden, als ob er Tieren »intelligentes« Handeln zuschreiben wollte; eine Fähigkeit, die nach seiner Ansicht überhaupt erst beim Menschen plötzlich wie ein Deus ex machina auftaucht.

[2]) Mehrphasig im Gegensatz zum Reflex, welcher immer nur einphasig ist (sofern man die zu jeder einfachen Handlung gehörenden Sukzessionen von Bewegungskomplexen als die einzelnen Phasen der Handlung auffaßt). Eine Handlung entsteht erst durch die Wechselbeziehung zwischen Sinnesorganen und übergeordneten »psychomotorischen« Zentren.

komplexen beruhen können, bezeichne ich mit Forel als plastische Gehirntätigkeiten, und die entsprechenden latenten Eindrücke als plastische Engrammkomplexe. Ein Plastizismus (im Gegensatze zum primären Automatismus) ist eine auf Ekphorie von individuell erworbenen (plastischen) Engrammkomplexen beruhende »zweckmäßig« angepaßte Handlung. Wenn sich ein plastischer Engrammkomplex durch häufige Wiederholung der Ekphorie im Leben des betreffenden Individuums schließlich automatisiert, so entsteht ein sekundärer Automatismus (eine »Gewohnheit«).

Bei der Entwicklung der mnemischen Mechanik der Raumorientierung im allgemeinen ergab sich für mich ferner auch die Notwendigkeit oder Wünschbarkeit, gewisse, immer wiederkehrende Grundmechanismen mit einer besonderen prägnanten Bezeichnung zu versehen. Ich werde diese von mir selbst geprägten Termini jeweilen, da wo sie zuerst vorkommen, durch Anführungsstriche kenntlich machen. Die genaue Definition dieser Begriffe wird sich übrigens aus dem Text ohne weiteres ergeben.

B. Physiologisch-biologische Terminologie[1]).

Als Nest (N.) bezeichne ich die einzelne Ansiedlung, als Kolonie dagegen die soziale Einheit eines Ameisenvolkes, den sogen. »Ameisenstaat«. Zweignester der gleichen Kolonie werden mit N. 1, N. 2 usf. numeriert.

Von einer Ameisenstraße oder Heerstraße (Hstr.) spreche ich nur in solchen Fällen, wo ein von den Ameisen selbst hergestellter, gebahnter Pfad besteht, welcher im Gelände äußerlich sichtbar ist und es auch bleibt, wenn er gerade nicht von Ameisen begangen wird. (Besonders bei *F. rufa* und ihren Rassen.)

Einen Terrainabschnitt, der zwar regelmäßig, aber innerhalb mehr oder minder breiten Grenzen (also nicht schmal bandförmig) und durch keine äußeren Merkmale bezeichnet von Ameisen begangen wird, nenne ich nach Cornetz eine Durchgangsstrecke (Tp. = Terrain de parcours).

Eine Fährte (F.), piste odorante, ist die von den Ameisen hinterlassene materielle Geruchsspur. Ein Geruchspfad ist eine Fährte, welche von zahlreichen Ameisen in dichter Kolonne be-

[1]) Ich gebe an dieser Stelle zugleich das Verzeichnis der auf den Figuren (und teilweise auch im Texte) gebrauchten Buchstabenabkürzungen.

gangen wird, so daß ein von weitem sichtbares Band von Ameisen über den Boden zu ziehen scheint[1]).

Eine isoliert wandernde Ameise, welche nachweislich nicht auf einer Geruchsspur geht, befindet sich auf Einzelwanderung. Die Ausdrücke »Hinweg«, »Rückweg« (vom Neste oder zu ihm zurück) sind nur da anzuwenden, wo wirklich ein materieller, durch ein topographisches oder chemisches Merkmal charakterisierter Weg besteht, also auf Heerstraßen oder Fährten; im übrigen sind sie zu vermeiden. Demgemäß bezeichne ich (mit Cornetz) die Richtung der Raumorientierung einer auf Durchgangsstrecke oder Einzelwanderung begriffenen Ameise nicht nach dem vermutlichen Ziele, sondern nach der Himmelsgegend oder — sofern die Reise bestimmten topischen Konturen folgt oder zufällig auf ein bestimmtes Objekt orientiert erscheint, nach diesen letzteren. Ich sage also niemals: Eine (isoliert wandernde) Ameise kehrt zum Neste zurück, sondern höchstens sie geht »in der Richtung des Nestes«.

Als Turnersche Kurve (recherche concentrique), »TK.«, bezeichne ich nur die Suche nach dem Nesteingang in unmittelbarer Nestnähe oder nach »virtueller Orientierung«, wogegen die unregelmäßige, weitausholende exzentrische Kurve (recherche excentrique von Santschi) die bei primärer Desorientierung (z. B. nach Transport vom Neste weg) entstehende Form der Nestsuche ist. —

Das Piéron-Cornetzsche Phänomen bezeichne ich nach Santschi als »virtuelle Orientierung«.

2. Über Raumorientierung im allgemeinen.

Orientierung im weitesten Sinne nennen wir die Fähigkeit der Organismen, ihren Körper (oder einzelne Teile desselben) in bestimmter Weise auf die einwirkenden Reizquellen einzustellen bzw. ihre räumliche Fortbewegung (Lokomotion) in irgendeiner Weise auf solche Reizquellen zu beziehen.

Nach dieser allgemeinen Definition kommt die Orientierungsfähigkeit wohl allen Organismen (auch den seßhaften) ohne Aus-

[1]) Für eine Heerstraße, Fährte oder einen Ameisenpfad, welche bestimmten (vorgebildeten) topographischen Linien (z. B. einer Mauer, einem Wiesen- oder Straßenrand) folgen, schlage ich die Bezeichnung »topisch kanalisierte Fährte«, Straße usw. vor. Eine Fährte, bei der das nicht zutrifft, wäre als »freie Fährte« zu bezeichnen.

nahme zu: Sie ist, wie das auch Santschi (96) andeutet und namentlich Hartmann (71) betont, eine primäre Eigenschaft des lebenden Protoplasmas und als solche schon mit jeder einfachen Reizbeantwortung aufs engste verknüpft.

Je nachdem, ob der Organismus bei der Orientierung seinen Ort im umgebenden Raume beibehält oder wechselt, kann man zunächst — rein praktisch — zwei Hauptkategorien der Orientierung: eine statische und eine dynamische, unterscheiden.

A. Bei der statischen Orientierung (im weitesten Sinne) handelt es sich um Einstellungsbewegungen (bzw. Erhaltung einer gegebenen Einstellung) des Körpers oder einzelner Körperteile in einer bestimmten relativen »Gleichgewichtslage« innerhalb der Dimensionen des Raumes — also beispielsweise in der Lotrichtung der Schwerkraft oder senkrecht zu ihr. Hierher gehören namentlich die als Axotropismus (Helio- und Geotropismus) bekannten Wachstumseinstellungen des Pflanzenkörpers. Bei den höheren Organismen (Tieren) mit eigenem Reizleitungs-(Nerven-) system erfolgt die Regulierung dieser Einstellung automatisch-reflektorisch durch Vermittlung innerer propriozeptiver (d. h. im Organismus selbst oder in seinen Teilen während passiver oder aktiver Bewegung entstehender) Reize (in den Muskeln, Gelenken, der Haut, den Organen der Seitenlinie, im Vestibularapparat); die betreffenden Einstellungsbewegungen können hier überaus prompt erfolgen. Selbstverständlich tritt die propriozeptive Orientierung auch bei der Lokomotion ausgiebig in Funktion, aber stets nur im Sinne einer Regulierung der dabei stattfindenden Einzelbewegungen in bezug auf die zweckmäßigste Verteilung usw. zur Überwindung der Schwerkraft (statische Koordination), niemals im Sinne einer Führung der Gesamtleistung (nach dem Bewegungsziel). Daraus folgt, daß die Funktion der statischen bzw. propriozeptiven Sinnesapparate (Muskel-, Gelenk- und Labyrinthsinn) **für sich allein niemals** irgendwelche Anhaltspunkte für die primäre Einhaltung einer **Richtung** nach einem bestimmten entfernten Ziele liefern kann, das nicht vorher durch einen exterozeptiven (relationellen) Sinn wenigstens einmal flüchtig perzipiert wurde. In Verbindung mit einem solchen relationellen Sinn dagegen (Auge, Ohr usw.) können allerdings auch die propriozeptiven Reize bzw. Engramme (wie unten S. 59 u. 64 noch näher gezeigt werden soll) bei der Einhaltung der dynamischen Orientierung in bescheidenem Maße aktiv mitwirken.

B. Die dynamische Orientierung findet sich bei allen Organismen, die überhaupt einer aktiven Lokomotion, sei es des ganzen Körpers, sei es einzelner Glieder, fähig sind. Wir verstehen darunter ganz allgemein die Fähigkeit der Organismen, ihre Lokomotion in einer bestimmten Richtung zu dirigieren, welche von der Qualität und von der räumlichen Lokalisation einer bestimmten **äußeren** Reizquelle abhängt.

Beispielsweise gibt es Mikroorganismen, die auf einen bestimmten Stoff positiv chemotrop, andere, die auf denselben Stoff mit einem negativen Chemotropismus reagieren. Hier bestimmt also die Qualität des Reizes (des chemischen Stoffes) das Vorzeichen der Orientierung (die relative Richtung), die räumliche Lokalisation des Reizes dagegen bestimmt die Richtungsachse.

Nach der obigen Definition ist es ohne weiteres klar, daß eine dynamische Orientierung nur durch von der Außenwelt stammende Reize, also auf exterozeptivem Wege, ausgelöst werden kann[1].

Nun löst aber keineswegs jeder beliebige Fernreiz eine orientierte Lokomotion aus, vielmehr sind es selbst schon in den allerprimitivsten Fällen stets nur gewisse, nach Qualität wie Quantität mehr oder minder spezifische Reize, auf welche ein bestimmter Organismus mit einer nach Vorzeichen (zur Reizquelle hin oder von ihr weg) meist ebenfalls spezifischen Orientierungsbewegung antwortet. Das erhellt schon aus dem oben gegebenen Beispiel von dem positiven oder negativen Chemotropismus gewisser Mikroorganismen: Es ist an sich nämlich gar nicht einzusehen, weshalb die einen dieser Wesen auf den nämlichen chemischen Reiz mit einer Annäherung, die andern mit einer Fluchtbewegung reagieren sollten[2]; — eine derartige Spezialisierung der dynamischen Orientierung auf wohl definierte Reize hat mit primärer Reizbeantwortung offenbar nicht mehr ausschließlich zu tun. So gut sich diese spezifischen Reaktionen auch neuerdings auf Grund der Kolloidchemie durch die Gesetze der Diffusion in verschieden gearteten kolloidalen Suspensionen erklären lassen mögen, so steht es doch ebensogut

[1]) Streng genommen gehören somit in diese Kategorie auch alle nicht mit Lokomotion des Gesamtorganismus verbundene Orientierungsbewegungen einzelner Körper- und Gliedabschnitte (Hände, Fangarme, Greifapparate aller Art usw.), sofern solche ebenfalls durch exterozeptive Reize ausgelöst werden. Wir können hier jedoch von solchen Gliedbewegungen für unsere Zwecke absehen und werden daher im folgenden unter dynamischer Orientierung stets die orientierte Lokomotion des ganzen Körpers verstehen.

[2]) Nur quantitativ übermaximale Reize lösen wohl immer eine Fluchtbewegung aus.

fest, daß diese physiologische Differenzierung der verschiedenen kolloidalen Zellstrukturen sich nur in steter Wechselwirkung mit den sie umgebenden Reizen (den chemisch-physikalischen Verhältnissen in der Umwelt) allmählich ausgebildet haben kann. M. a. W.: Wir müssen annehmen, daß diese spezifischen Reaktionen bereits das Produkt einer stattgefundenen Anpassung an die Reizerfahrungen zahlreicher früherer Zellgenerationen darstellt.

Jede dynamische Orientierung setzt somit bereits eine gewisse Beteiligung eines mnemischen Faktors voraus.

Von den ersten Anfängen bei Bakterien und Protozoen bis zum Menschen hinauf hat sich nun die Fähigkeit der lokomotorischen Orientierung im Raume Schritt für Schritt im engsten Zusammenhange mit zwei Hauptfaktoren entwickelt:

Erstens mit der fortschreitenden Ausbildung eines besonderen Reizleitungs- und Reizspeicherungsapparates, d. h. spezifischer Sinnesorgane und eines zentralen Nervensystemes, und

zweitens mit der dadurch ermöglichten zunehmenden Komplikation der mnemischen Engraphie.

Beide Faktoren gehen einander vollkommen parallel.

Versuchen wir, diese Entwicklung hier kurz zu skizzieren, so können wir sofort zwanglos zwei Hauptstufen der lokomotorischen Orientierungsfähigkeit unterscheiden: Eine primitive, die unmittelbare oder direkte und eine höhere Form, die mittelbare oder indirekte Raumorientierung.

1. Die unmittelbare (direkte) Raumorientierung.

Sie ist dann vorhanden, wenn eine aktuell wirkende Reizquelle selbst das direkte (positive oder negative) Ziel der Orientierung bildet oder, m. a. W.: wenn das Ziel der Orientierung direkt mit den Sinnen wahrgenommen wird.

Man kann hier wiederum vier Unterstufen unterscheiden, deren mnemische Grundlagen zum Teil sehr verschiedene sind:

a) Der einfachste Fall ist bei den sogenannten Tropismen gegeben, worunter man alle solchen direkten lokomotorischen Reizbeantwortungen niederer Organismen verstehen kann, welche in der Einfallsachse des betreffenden Reizes erfolgen. Die Tropismenlehre, wie sie durch M. Verworn (107) begründet, durch Loeb (80) u. a. weiter ausgebaut und dann auch auf die komplizierten Reaktionen der höheren Avertebraten (Insekten usw.) angewendet wurde, versucht die betreffenden Erscheinungen konse-

quent in rein mechanistischer Weise zu erklären. Allein eine kritische Nachprüfung durch spätere Beobachter, unter denen hier nur A. Binet (8), Jennings (75) und G. Bohn (9) genannt seien, ergab sehr bald, daß man selbst hier — auf der untersten Stufe des Lebens — mit einer so einfachen Erklärung kaum mehr auskommt, ohne den Tatsachen Gewalt anzutun, ja noch mehr: Daß auch hier schon deutliche Spuren einer individuellen mnemischen Engraphie, also eines »assoziativen Gedächtnisses« sich nachweisen lassen (Bohn[1]). Man wird also jedenfalls gut tun, die Forderung Wasmanns (112) zu berücksichtigen, daß die Tropismenlehre (selbst in ihrer heutigen modifizierten Form) ausschließlich auf die »tropischen« Reizbeantwortungen der niedersten Organismen angewendet werden sollte, bei denen noch kein spezieller Reizleitungs- und Reizspeicherungsapparat vorhanden ist.

Mit dem ersten Auftreten eines solchen Apparates, d. h. spezifischer Sinnesorgane und eines zentralisierten Nervensystems, nimmt auch die Orientierung im Raum schon wesentlich kompliziertere Formen an: Der »tropische« Reiz trifft jetzt die Erregungsoberfläche des Tieres nicht mehr in diffuser Weise, sondern erreicht, durch Vermittlung besonders angepaßter »Sinnespforten« ein zentrales Umschaltungs- und Akkumulationsorgan, in welchem er einerseits zur Aufspeicherung (und Wiedererregung bzw. Mitschwingung bei späteren Wiederholungen einer ähnlichen Situation) gelangen kann und in welchem er andererseits einen mehr oder minder komplizierten vorgebildeten Mechanismus zur Auslösung bringt. Und zwar kann es sich dabei handeln: Entweder um einen Reflexautomatismus oder um einen Instinktautomatismus. — oder endlich um einen plastischen Mechanismus.

b) Orientierung durch Vermittlung von Reflexautomatismen (einphasige Bewegungskomplexe). Ein solcher darf nur so lange angenommen werden, als ein bestimmter »adäquater« aktueller Reiz unter allen Umständen zwangsmäßig immer die nämliche spezifische Orientierungsbewegung auslöst und wenn die Fortdauer dieser Bewegung (die reflektorische Lokomotion) zeitlich streng gebunden ist an die Fortdauer dieses Reizes und bei Erlöschen desselben sofort erlischt.

[1]) Der Ausdruck »Bahnung«, mit welchem die Reflexphysiologen reinen Stils (Bethe, Beer, Uexküll) diese auch von ihnen nicht wegzuleugnende Tatsache zu bezeichnen belieben, ist doch eigentlich nichts weiter als ein leeres Wort, das einen Unterschied künstlich schaffen soll, wo in Wirklichkeit keiner besteht. — Es darf heute als ausgemacht gelten, daß die individuelle Mneme in der Tat schon bei den Reflexen anfängt.

Ein Frosch, ein Salamander z. B. blickt und kriecht der Fliege nur so lange nach, als diese sich bewegt; sobald sie still sitzt, erlischt das Interesse des Amphibiums an dem soeben noch anscheinend so heiß ersehnten Nahrungsobjekt, d. h. dasselbe wird offenbar nicht mehr als solches »erkannt«[1]). Ebenso fliegt die Mücke nur so lange gegen eine Lampe, als ihre Augen von den Lichtstrahlen derselben direkt getroffen werden; — sobald sie zufällig in den Bereich des Schattens (des Lampengestells z. B.) kommt, erlischt auch die Orientierungsbewegung sofort. Anderseits wird dieselbe Mücke immer wieder zwangsmäßig gegen das Licht fliegen, auch wenn sie sich schon dutzendmal daran gesengt hat, solange ihre motorischen Apparate noch halbwegs intakt sind.

Von irgendwelcher nachhaltiger Beeinflussung eines solchen Reflexautomatismus durch individuell erworbene Engramme ist also keine Rede; immerhin ist auch den Reflexautomatismen eine gewisse Pseudoplastizität innerhalb des Rahmens der hereditären Mneme (periodische Schwankungen der Reflexerregbarkeit, refraktäre Intervalle, welche tage- und selbst wochenlang dauern können) nicht abzusprechen. Die individuelle Reflexmneme dagegen (soweit sie sich in Summationswirkungen u. dgl. äußert) geht über die Dauer von Sekunden, höchstens von Minuten, nicht hinaus: sie ist, wenn man so sagen darf, eine »Sekundenmneme«[2]).

c) Anders bei der Orientierung durch Instinktautomatismen. Hier ekphoriert der spezifische Sinnesreiz einen bereits hochdifferenzierten mehrphasigen hereditär-mnemischen Komplex, der sich dann — einmal angetönt — in ziemlich autonomer Weise, das heißt bis zu einem gewissen Grade unabhängig von der Fortdauer des primär auslösenden Reizes weiter abwickeln kann. Das hängt mit zwei Eigentümlichkeiten solcher mehrphasiger hereditär-mnemischer Komplexe zusammen:

a) Erstens mit der Tatsache, daß die sukzessive assoziierten Einzelengramme, aus welchen sie zusammengesetzt sind, durch phasogene Ekphorie manifest werden können, d. h. derart,

[1]) Dagegen verfolgt die Schlange die Maus auf deren Geruchsspur; sie eilt ihr überallhin nach und »sucht züngelnd sehr deutlich«. — (Edinger 48.)

[2]) Die Reflexhemmung, wie sie bei höheren Organismen in weitgehendem Maße durch übergeordnete Zentren ausgeübt wird, hat natürlich mit »Reflexmneme« gar nichts zu tun, da es sich hierbei offenbar nicht um irgendwelche Anpassungen seitens der betreffenden Reflexmechanismen selbst handelt, sondern um einen auf dieselben ausgeübten fremden Zwang.

daß die Vollendung jeder Phase (bzw. das letzte Engramm der betreffenden Reihe) wiederum ekphorisch auf die nächstfolgende wirkt, wobei aber jede Phase zu ihrem normalen Ablauf einer regulierenden Kontrolle durch gewisse aktuelle Reizkomplexe bedarf.

β) Zweitens besitzen diese Instinktautomatismen aber auch zweifellos eine gewisse (wenn auch geringe) Plastizität, indem sich zu den einzelnen Phasen des Komplexes unter Umständen auch individuelle (aktuelle) Engramme, welche erst während seines Ablaufs neu erworben wurden, hinzuassoziieren können und so den weiteren Ablauf des Komplexes bis zu einem gewissen Grade zu regulieren oder zu modifizieren vermögen. So wird zunächst wohl immer der aktuelle Reizkomplex, welcher einer bestimmten Phase des hereditären Komplexes entspricht (d. h. sie ekphoriert bzw. ihren Ablauf »reguliert«), auch individuell engraphiert und zugleich mit anderweitigen Komponenten der gesamten energetischen Situation (soweit sie ebenfalls individuelle Engramme hinterließ) zu einem einheitlichen plastischen Engrammkomplex assoziiert. Falls nun die Ekphorie dieses individuellen Engrammkomplexes ihrerseits wieder in ähnlichem Sinne wirkt wie der primäre Reizkomplex, so ist klar, daß sie diesen teilweise oder ganz zu ersetzen vermag, d. h. an die Stelle des primär tropischen Reizes ist vikariierend ein mnemischer Komplex getreten, welcher die begonnene Orientierungsbewegung in entsprechendem Sinne weiter unterhält.

Auf der andern Seite kann aber auch der weitere Ablauf des hereditären Komplexes durch interkurrente Ekphorie gewisser anderer (hereditärer oder plastischer) Engramme in der mannigfachsten Weise modifiziert oder aber plötzlich gehemmt und unterbrochen werden — und zwar unter Umständen selbst bei unverändertem Fortwirken des primär-auslösenden bzw. regulierenden Reizkomplexes (Instinkthemmung). Es besteht also hier, im Gegensatze zu dem Verhalten der Reflexautomatismen, kein absoluter Zwang mehr, die einmal begonnene Sukzession unter allen Umständen bis zu Ende abzuwickeln.

Setzen wir also den Fall, daß der aktuelle Reizkomplex, welcher die auf Ekphorie eines hereditär-mnemischen Komplexes beruhende Orientierungsbewegung primär auslöste, vorübergehend oder dauernd erlischt. Dann wird — je nachdem nur das unter *α* genannte Moment, oder auch das unter *β* aufgeführte in Aktion tritt, zweierlei geschehen können: Entweder

α) die bisher eingehaltene Richtung der Fortbewegung wird aufgegeben, da der richtunggebende Orginalreiz verschwunden und kein entsprechender mnemischer Reiz an seine Stelle getreten ist. Da aber die mnemische Erregung des hereditären Komplexes noch andauert (indem dessen Phasen noch nicht sämtlich durchlaufen sind), so kann der Organismus nicht in den (relativen) sekundären Indifferenzzustand — in unserm Falle in Ruhe — geraten, vielmehr wird seine Fortbewegung als solche nach wie vor andauern, sie wird aber nun natürlich nicht mehr orientiert sein, sondern einen unruhig hin- und herpendelnden Charakter annehmen: Der Organismus sucht gleichsam den verlorengegangenen Reiz. Mit anderen Worten:

Die Unterbrechung einer Phase einer hereditären Engrammsukzession hat sofort die Ekphorie des Engramms des verschwundenen (aktuellen) Reizes zur Folge, welcher den Ablauf der betreffenden Phase regulierte; die Ekphorie dieses Engramms manifestiert sich als »Reizsuchung«[1]).

β (Zweiter Fall.) Die Richtung der Orientierungsbewegung wird trotz dem Erloschensein des primär richtunggebenden Reizes zunächst noch beibehalten. In diesem Falle ist also anzunehmen, daß sich an die mnemische Erregung, welche der Orientierungsphase entspricht, sekundär weitere richtunggebende, und zwar aktuelle Engrammkomplexe assoziiert haben. Diese sekundären (plastischen) Richtungsengramme sind offenbar das Produkt einer simultanen Assoziation zwischen dem (später verschwindenden) primären Orientierungsreize (der direkten Reizquelle) und gewissen Nebenreizen, welche während der Zielbewegung gleichzeitig auch auf das Tier einwirkten und zurzeit noch fortwirken. (Nach dem Gesetze der synchronen Assoziation — Semon — müssen sich nämlich alle gleichzeitigen Erregungen, auch wenn sie ganz verschiedenen Sinnesgebieten entstammen, zu einem einheitlichen

[1]) Diese »Reizsuchung«, d. h. die eigentümliche Unruhe des Tieres bei Unterbrechung einer Ablaufsphase eines hereditären Engrammkomplexes durch plötzlichen Entzug des aktuellen Reizes, welcher den Ablauf dieser Phase regulierte, ist äußerst charakteristisch und für den Kundigen mit bloß zufälligem »Herumirren« gar nicht zu verwechseln. Es ist mir unverständlich, wie Bethe die wahre Bedeutung dieser Erscheinung so völlig verkennen und einen »Suchreflex« aus ihr machen konnte. Reflex ist unmittelbare Reizbeantwortung. Ein Suchen manifestiert aber gerade das Fehlen eines bestimmten aktuellen Originalreizes, bzw. das Vorhandensein einer mnemischen Erregung (die nach homophonem Zusammenklingen mit einem solchen [ähnlichen] Originalreize strebt; — folglich ist ein »Suchreflex« eine Contradictio in adjecto!

Engrammkomplexe verbinden.) Infolgedessen kann dieses sekundäre Richtungsengramm nach Verschwinden des primär richtunggebenden Reizes für diesen letzteren vikariierend eintreten und so die Fortdauer der Orientierung garantieren.

Ein einfaches Beispiel möge dies veranschaulichen. Angenommen, ein Raubvogel habe in der Ferne ein Weibchen seiner Art erspäht. Dieser primäre (originale) Reizkomplex ekphoriert den hereditären Komplex des Sexualinstinktes — das Männchen richtet seinen Flug nach dem fernen Punkt am Horizonte, der das direkte Ziel dieses Triebes bedeutet (erste oder Orientierungsphase der hereditären Engrammsukzession). Nun verschwinde aber das Weibchen jenseits einer bestimmten Felszacke. (Der primäre tropische Reizkomplex erlischt.) Da aber erstens die mnemische Erregung als solche noch andauert, wird das Männchen seinen Flug nicht unterbrechen. Und da zweitens der aktuelle (jetzt verschwundene) Reizkomplex »Weibchen« sich mit dem noch fortdauernden Reizkomplexe jener Felsspitze (die in der nämlichen Richtung wie der bisherige Flug gelegen ist) zu einem aktuellen plastischen Richtungsengrammkomplexe assoziiert hat, so wird das Männchen auch imstande sein, die bisherige Richtung der Orientierung zunächst noch einzuhalten — nämlich so lange, bis es die betreffende Felszacke erreicht hat. Erst dann, wenn auch jetzt noch das Weibchen nicht mehr im Gesichtsfelde des Vogels auftaucht, wird die Orientierung aufhören müssen (da kein weiteres stellvertretendes Engramm mehr existiert, durch welches sie erhalten würde), und es wird zu dem oben näher analysierten Phänomen der Reizsuchung kommen.

Hier hat sich somit die Orientierung — dank dem Hinzutreten individuell erworbener (plastischer) Richtungsengramme — von der unbedingten Abhängigkeit von einer direkten Reizquelle schon in bemerkenswertem Grade emanzipiert — und von dieser Stufe bis zu den einfachsten Fällen einer rein (d. h. primär) indirekten Orientierung finden sich nun alle möglichen Übergänge. M. a. W.: Der mnemische Mechanismus der indirekten Orientierung läßt sich mühelos aus den Verhältnissen bei der direkten Orientierung ableiten, wie unten noch des näheren gezeigt werden soll.

Alle die im vorstehenden genannten Formen der direkten Raumorientierung (nämlich die Orientierung auf Grund von Tropismen, von Reflex- und Instinktautomatismen) lassen sich, wie wir gesehen haben, völlig befriedigend auf Grund der Ekphorie hereditär-mnemischer Komplexe erklären; dieselben reichen wenigstens auch bei der instinktiven Orientierung zur Erklärung des primären Phänomens vollkommen aus.

d) Nun gibt es aber selbstverständlich auch eine direkte Orientierung auf Grund einer Ekphorie rein plastischer (im individuellen Leben erworbener) Engrammkomplexe — eine Form, die mnemisch natürlich weit höher

steht als die bis jetzt genannten und nicht mit einer derselben verwechselt werden darf. Eine solche Verwechslung wird aber leicht zu vermeiden sein, wenn man sich die Kriterien dieser höheren Form der direkten Orientierung vor Augen hält und an ihnen die Einzelfälle jedesmal sorgfältig prüft. Diese Kriterien sind folgende:

1. Der auslösende Reizkomplex ist nicht spezifisch, d. h. er trifft im Organismus nicht auf einen vorgebildeten (primären) Automatismus, der dort gleichsam schon ab ovo für ihn bereitlag.

2. Die Reaktion ist demgemäß ganz individuell und hängt ausschließlich davon ab, ob ein Individuum schon früher (während seines Lebens) einmal ähnliche Reizerfahrungen gemacht hat. Die gleichartige Reaktion auf den neuen (aktuellen), eventuell etwas abweichenden Reiz erfolgt dann auf Grund des Gesetzes der mnemischen Homophonie (d. h. auf Grund der homophonen Vergleichung des neuen Reizes mit dem früheren) oder, wie man früher zu sagen pflegte, infolge einer »Ähnlichkeitsassoziation« oder eines einfachen Analogieschlusses.

Ein treffendes Beispiel für diese Form der direkten Orientierung findet sich in Forels Studien über das Sinnesleben der Insekten 67, S. 206):

Forel reichte Bienen, die auf einem Dahliabeete weideten, Honig auf verschieden gefärbten künstlichen Blumen aus Papiermaché. Nachdem die Bienen den Honig durch Zufall entdeckt hatten, stürzten sie sich gierig auf sämtliche Artefakte — gleichgültig welcher Farbe — und kehrten erst dann wieder zu den Dahlien zurück, als das letzte Honigtröpflein aufgezehrt war. Nun legte Forel in die Nähe zwei einfache Stücke roten und weißen Papiers, die in der Form keinerlei Ähnlichkeit mit den künstlichen Blumen hatten, und ohne diesmal Honig darauf zu tun. Trotzdem wandten die Bienen ihre Aufmerksamkeit auch diesen neuen Artefakten sofort wieder zu und ließen erst dann wieder von denselben ab, nachdem sie sich durch wiederholte peinlich genaue Untersuchungen überzeugt hatten, daß wirklich kein Honig darauf war! — Die Ablenkung der Aufmerksamkeit der Bienen von den Blumen auf diese neuen Artefakte war hier offenbar nur so zu erklären, daß diese neue Originalerregung »farbige Papierstücke« im Gehirn der Bienen irgendwie homophon zusammenklang mit dem früher erworbenen lustbetonten Engrammkomplexe »Honig-Papierartefakte«. Bienen, welche diese günstige Erfahrung eines Honigfundes auf Papierartefakten früher nie gemacht hätten, wären niemals dazu gekommen, irgendwelchen farbigen Papierstücken auch nur die geringste Aufmerksamkeit zu schenken (oder, wie ein Reflexphysiologe sagen würde: Von solchen »angezogen zu werden«) — geschweige denn dieselben so genau zu untersuchen.

2. Die mittelbare oder indirekte Raumorientierung.

Von indirekter oder mittelbarer Raumorientierung sprechen wir dann, wenn das Endziel der Lokomotion überhaupt nicht mehr direkt mit den Sinnen wahrgenommen wird: Dieses Endziel der Fortbewegung ist hier also nicht mehr in Form

eines aktuellen »tropischen« Originalreizes gegeben, sondern nur mittelbar, nämlich als Engramm eines solchen im »Sensorium« des Tieres vertreten. Die Ekphorie dieses Zielengrammes veranlaßt zwar den Beginn der Orientierungsbewegung als solcher (d. h. sie bildet den »inneren Antrieb« zu derselben), sagt aber an sich gar nichts aus über die reelle räumliche Lage des Zieles, d. h. über die in concreto zu nehmende Richtung: Die eigentliche Orientierung erfolgt hier vielmehr mittelbar durch die sukzessive Wahrnehmung und »Wiedererkennung intermediärer Richtungszeichen« (»Anhaltspunkte«), welche ihrerseits wieder letzten Endes mit dem Reizkomplexe des Zieles sekundär assoziiert sind. Somit können wir das Wesen der mittelbaren Raumorientierung engrammtheoretisch folgendermaßen definieren:

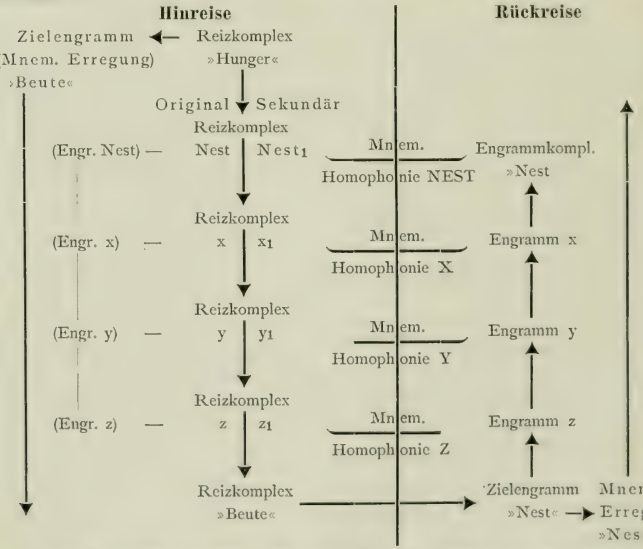
1. Die indirekt orientierte Lokomotion wird eingeleitet durch die Ekphorie eines Zielengramms, dessen mnemische Erregung während der ganzen Dauer der Zielbewegung fortdauert und als »mnemischer Reiz« den inneren Antrieb für dieselbe bildet, ohne jedoch an sich die Richtung derselben zu bestimmen.
2. Die Richtung der Fortbewegung wird dagegen mittelbar bestimmt durch eine Reihe sekundärer, in der Außenwelt räumlich scharf lokalisierter Reizkomplexe, welche mit dem Reizkomplex des Ausgangspunktes einerseits, mit dem des Zieles andererseits in bestimmter Reihenfolge durch sukzessive Assoziation verknüpft sind, und die bei ihrer aktuellen Wiederkehr die homophonen Engramme der entsprechenden Originalreize ekphorieren. [Identifizierende mnemische Homophonie, »sekundäre Identifizierung, Wiedererkennung«[1].]

Die sukzessive Assoziation der Einzelglieder dieser intermediären Engrammsukzession kommt dadurch zustande, daß (beim Hinweg) jeder dieser Originalreize in dem Momente noch im Bereiche der direkten sinnlichen Perzeption sich befindet, wenn der

[1]) Die prinzipielle Bedeutung der mnemischen Homophonie für das faktische Zustandekommen einer (indirekten) Fernorientierung hat auch Santschi wiederholt hervorgehoben und auf S. 351 seiner großen Arbeit (96) sehr richtig geschildert: ... L'insecte se trace une série de points de repère psychiques qu'il n'a qu'à identifier avec les points de repère du monde embiant avec lesquels ils correspondent et à les suivre pour retrouver son nid«; — ferner auch, wenn er seine Arbeit mit den kategorischen Worten schließt: »En définitive, toute orientation nécessite une reconnaissance.«

nächstfolgende Reiz im Sinnesfelde des Tieres aufzutauchen beginnt, bzw. dergestalt, daß die sich folgenden Einzelreize mittels ihrer »akoluten Phasen« ohne Unterbrechung kontinuierlich ineinander übergehen (Semon). Die indirekte Orientierung läßt sich somit ungezwungen in der Weise aus der direkten ableiten, daß man sie in eine Reihe von Einzelphasen zerlegt, deren jede — für sich betrachtet — eine direkte Orientierung auf den bezüglichen intermediären Richtungsreiz darstellt und die vermittels ihrer akoluten Phasen sowohl unter sich als mit dem Reizkomplex des Ausgangspunktes wie mit dem des Zieles durch sukzessive Assoziation verknüpft sind.

Nehmen wir — um das Gesagte noch etwas deutlicher zu machen — an, ein junges Tier habe, vom Hunger getrieben, seine erste Reise ins unbekannte Weite unternommen und sei dann, nachdem es Nahrung gefunden, zum Neste zurückgekehrt. Dann können wir den mnemischen Ablauf einer solchen Erstreise mit nachfolgender Heimkehr graphisch etwa folgendermaßen veranschaulichen:



Aus diesem Schema ergibt sich nun sofort noch ein weiterer Fundamentalsatz der indirekten Fernorientierung, nämlich der, daß die richtunggebenden Engrammsukzessionen bei der Rückkehr in

umgekehrter Reihenfolge ekphoriert werden, also reversibel sein müssen: Die Reversibilität (Umkehrbarkeit) des mnemischen Ablaufs richtunganzeigender Engrammsukzessionen ist somit eine Conditio sine qua non des Zustandekommens einer indirekten Orientierung. Wir werden weiter unten (S. 54 f.) auf diese wichtige Tatsache noch ausführlich zurückzukommen haben.

In einer seiner Arbeiten (35) hat Cornetz mit Fug und Recht die Frage aufgeworfen, ob man berechtigt sei, nach Szymanskis (104) Vorgehen »alle jeglichen richtunggebenden Ursachen«, also auch solche, die gar nicht als aktueller Reiz, sondern nur als »Remanenz« (als Engramm) eines solchen im Sensorium des Tieres vertreten sind, als »tropische« zu bezeichnen. Nach der oben (S. 39) gegebenen Definition des indirekten Orientierungsvorganges auf Grund richtunganzeigender Engrammsukzessionen müssen wir diese Frage mit Nein beantworten: Da nämlich die Ekphorie eines Zielengrammes an sich keine Richtungsangabe enthält, vielmehr eine solche erst durch die sekundäre Identifizierung besonderer und in jedem Einzelfalle verschiedener intermediärer Richtungsreize entsteht, so kann hier von einer »tropischen« Erscheinung (etwa = »Mnemotropismus«) keine Rede sein, auch nicht bei weitester Fassung des Begriffes. Daß ein Zielengramm (z. B. des »Nestes«) an sich nicht »tropisch« wirkt, hat ja übrigens gerade Cornetz durch seine vorzügliche Analyse des Piéronschen Transportphänomens (vgl. Einleitung S. 11) sehr hübsch bewiesen, indem er zeigte, daß die heimkehrende Ameise (in der das Zielengramm »Nest« doch offenbar lebendig sein muß!) in Wirklichkeit gar nicht in der Richtung nach dem Neste läuft, sondern lediglich in einer allgemeinen (virtuellen) Richtung x!

Aber auch die intermediären Richtungsengramme selbst wirken an sich nicht tropisch, d. h. ihre Ekphorie wird für sich allein niemals eine reelle Orientierung in der Außenwelt bewirken können. Damit ein ekphoriertes Engramm in praxi eine Richtungsangabe vermittle, bedarf es nämlich, wie oben gezeigt wurde, in jedem Falle noch des homophonen Zusammenklingens mit einem entsprechenden aktuellen Reizkomplex; erst durch diesen Vorgang der identifizierenden Homophonie entsteht in praxi die Gewißheit der einzuschlagenden Richtung (die »Wiedererkennung des Weges«). Dieser aktuelle Reizkomplex ist es also, welcher letzten Endes die motorische Verwirklichung der Orientierung auslöst, und nicht das korrespondierende Engramm.

Allerdings kann eine ganze komplizierte Sukzession von Richtungsengrammen mit voller Schärfe auch auf rein mnemischem Wege (d. h. ohne ein Dazutreten der entsprechenden sekundären Reizkomplexe) ekphoriert werden, nämlich auf Grund der »ekphorischen Reizwirkung«, welche assoziierte Engramme aufeinander ausüben. So kann ich mir z. B. jederzeit die genaue Sukzession der Bewegungen vorstellen, die ich zu machen habe, um von der Haustüre auf mein Zimmer im 3. Stockwerke zu gelangen. — Sind die Reizkomplexe, welche das Tier beim Rückwege antrifft, den primären (originalen) sehr ähnlich, ohne aber mit ihnen identisch zu sein, so wird die mnemische Homophonie eintreten; das Tier wird sich täuschen lassen und eine Scheinorientierung ausführen, die es so lange beibehält, bis heterogene Reize auftreten, bei denen jede Homophonie versagt. Das ist nun tatsächlich der Fall bei der eben erwähnten virtuellen Orientierung, wie Santschi das Piéronsche Phänomen sehr richtig bezeichnet: Behält eine Ameise nach seitlichem Transport ihre frühere Richtung unentwegt bei, so ist das nur so denkbar, daß sich das Tier nach irgendwelchen äußeren Reizkomplexen orientiert hat, die auch am neuen Orte in genau derselben Weise gegenwärtig sind. Doch darüber später!

Wir kommen somit zu dem Schlusse, daß unter allen Umständen nur aktuelle äußere Reize »tropisch« (im weitesten Sinne, nicht im Sinne der Tropismenlehre!) wirken können.

Die nämliche Betrachtungsweise ist übrigens auch geeignet, den fundamentalen Denkfehler, den Cornetz bei Aufstellung seiner »unbekannten inneren Richtungsangabe« begeht, ins hellste Licht zu rücken. Schon wie ein solches Richtungsengramm ohne Einwirkung äußerer Reize überhaupt entstehen sollte, ist unerfindlich, denn das von Cornetz geschilderte regelmäßige Hin- und Herpendeln auf der geradlinigen Anfangsstrecke der Hinreise könnte der Ameise höchstens innere, statische Engramme liefern, niemals aber auch nur die geringste Beziehung zu einer Richtung in der Außenwelt vermitteln[1]). Cornetz selbst hat ja

[1]) Die Funktion der Statolithenapparate, auf die sich Cornetz in seinen neuesten Arbeiten (z. B. 41, S. 11) beruft, um die Möglichkeit eines absoluten Richtungs- bzw. Raumsinnes darzutun, hat mit der Wahrnehmung einer bestimmten Kardinalrichtung innerhalb der Horizontalebene des Raumes absolut gar nichts zu tun (vgl. auch Forel 67, S. 241): Die Statolithen vermitteln dem Tiere (innerhalb der Horizontalebene) lediglich die Winkelbeschleunigung und die Drehrich-

durch seine modifizierte Versuchsanordnung (Drehung des Tieres beim seitlichen Transport) ausgeschlossen, daß die Beibehaltung der ursprünglichen Richtung etwa dadurch ermöglicht werde, daß das Tier die sukzessive eingenommenen Körperstellungen gegenseitig aufeinander bezieht (wie Piéron vermutete). Ist also schon die Entstehung rein propriozeptiver (absoluter) Richtungsengramme logisch undenkbar, so ist es nach allem, was wir oben ausführten, vollends unklar, wie so die Ekphorie derartiger Engramme zur Einhaltung einer bestimmten Richtung relativ zu irgendeinem Punkte in der Außenwelt (des Nestes z. B.), bzw. zu den Kardinalpunkten des Raumes, führen sollte ohne ein homophones Zusammenklingen mit einem entsprechenden Reizkomplexe in eben dieser Außenwelt. Anstatt nun hier stutzig zu werden und alle Möglichkeiten einer Orientierung nach äußeren Anhaltspunkten nochmals eingehend zu prüfen, geht Cornetz ohne Zögern zur Metaphysik über (vgl. 37 Schluß) und tröstet sich mit Hamlets Worten: Es gibt mehr Dinge zwischen dem Himmel und der Erde als Eure Schulweisheit sich träumt!«

Der enorme Fortschritt, den die indirekte Raumorientierung der direkten gegenüber bedeutet, liegt auf der Hand: Für Tiere, die frei von hier- nach dorthin schweifen und von ihren Wanderungen jeweilen nicht an bestimmte Ausgangspunkte zurückzukehren brauchen — für solche Wesen reicht (wie das u. a. auch Santschi betont hat) die direkte Orientierung in ihren verschiedenen Formen natürlich vollkommen aus. Anders bei den Tieren mit festem Wohnsitze; bei diesen wäre ohne die Fähigkeit einer Engraphie individuell erworbener Ortsengramme eine Rückkehr zum Neste offenbar jedesmal dann in Frage gestellt resp. dem

tung bei aktiven oder passiven Drehungen und können dem Organismus daher unter Umständen anzeigen, wenn er (bei aktiver Progression) von der einmal eingeschlagenen geraden Richtung seiner Fortbewegung nach links oder rechts abweicht. Dagegen sind diese Sensationen natürlich (bei gleichgroßen Winkeldrehungen) genau die nämlichen, ob das Tier nun nach Norden oder Süden, nach Osten oder Westen unterwegs ist und ebenso, ob es (aus der Ruhe) nach irgendeiner dieser Richtungen aufbricht. Genau dasselbe ist mit Bezug auf die Kardinalpunkte des Raumes auch mit den Drehbewegungen in den übrigen Hauptebenen des Körpers (Vertikal- und Sagittalebene) der Fall: Ob ich meinen Kopf in nördlicher oder in südlicher Richtung auf meine linke Schulter neige macht in bezug auf die dabei empfundene Sensation nicht den geringsten Unterschied; — ebensowenig ob ich in einem Lift mit dem Gesicht nach Norden oder nach Süden auf- oder abwärtsfahre.

reinen Zufall überlassen, sobald ihre Wanderungen sie zufällig einmal außerhalb des Bereiches der direkten sinnlichen Wahrnehmung ihres Wohnsitzes geführt hätten; m. a. W.: Eine eigentliche Fernreise könnte nur mit dem beständigen Risiko gänzlichen Verirrens unternommen werden! Und doch muß dieses Wagnis fortgesetzt geschehen, denn der Kampf ums Dasein bringt es mit sich, daß das tägliche Brot oft erst nach langen Streifzügen und in weiter Entfernung vom Neste gefunden wird. Da ist es denn einzig und allein die Fähigkeit zur indirekten Orientierung, die dem einsam wandernden Tiere die rasche und sichere Rückkehr zum Neste unter allen (natürlichen) Umständen garantiert.

Nun setzt aber jede indirekte Raumorientierung (selbst in den einfachsten Fällen) die Fähigkeit zur individuellen plastischen Engraphie unbedingt voraus, denn wenn auch schließlich die Ekphorie eines Zielengramms noch auf Grund eines hereditären Mechanismus denkbar ist (beispielsweise derart, daß das Ergreifen einer Beute — gleichgültig wo und unter welchen Umständen — zwangsmäßig den hereditären Engrammkomplex des Nestes ekphorieren würde), so ist doch, wie wir sahen, die sekundäre Identifikation eines äußeren intermediären Reizkomplexes unter allen Umständen notwendig, damit nun in praxi die Reorientierung nach dem Neste erfolgt. Und dieser intermediäre Reizkomplex konnte, da er natürlich in jedem Einzelfalle je nach dem Standort des Nestes wieder anders beschaffen ist, selbstverständlich nur im individuellen Leben des Tieres engraphiert worden sein[1]).

Es fragt sich nun aber, ob man berechtigt ist, psychisch verhältnismäßig doch so tief stehenden Wesen wie Vögeln und noch mehr Insekten so viel an plastischen Fähigkeiten zuzutrauen, als zum Zustandekommen einer indirekten Orientierung im Minimum erforderlich ist, und bevor man dies tut, hat man natürlich in jedem Falle zunächst sorgfältig die Möglichkeit einer direkten Anziehung durch irgendwelche, die Sinnesorgane des Tieres treffende Fernreize auszuschließen. An derartigen Versuchen, die Fernorientierung der Vögel (Brieftauben) und gewisser nestbauender Insekten (zumal der sozialen Hymenopteren) auf geheimnisvolle direkte Fern-

[1]) Damit erledigt sich die eigentümliche Ansicht mancher Vogelkenner (Kingsley, Nature 1869, Parker and Newton (Artikel »Birds« der Encycl. Brit.), daß die Saisonwanderungen der Zugvögel auf hereditärem Ortsgedächtnis beruhen könnten, von selbst (cit. nach Claparède 17).

emanationen (Magnetismus, infraluminöse Strahlen, unbekannte Kräfte) zurückzuführen, hat es denn auch, wie wir gesehen haben, nicht gefehlt; allein soweit sich aus dem umfangreichen Tatsachenmaterial, das bisher über diese Fragen veröffentlicht wurde, beurteilen läßt, müssen alle diese Versuche heute als vollkommen gescheitert betrachtet werden[1]). So haben wir denn von vornherein alle Ursache zu vermuten, daß auch die Fernorientierung bei Ameisen im wesentlichen auf indirektem (mnemisch-plastischem) Wege zustande kommen dürfte, und es wird sich nun an dieser Stelle vornehmlich darum handeln, die speziellen psychophysiologischen Bedingungen, welche dabei in Betracht kommen, einer näheren Prüfung zu unterziehen. Das wird unsere Aufgabe im folgenden Kapitel sein. —

3. Die psychophysiologischen Grundlagen der Raumorientierung bei den Ameisen.

A. Die sinnesphysiologischen Grundlagen.

Die Existenz eines »sechsten Sinnes« oder einer »unbekannten Kraft«, wie sie Fabre und Bethe für die Raumorientierung der Bienen postulierten, ist von Forel und namentlich durch v. Buttel bereits so gründlich ins Reich der Fabeln verwiesen worden, daß wir kaum noch nötig haben, hier nochmals ausdrücklich zu versichern, daß etwas Derartiges auch bei der Fernorientierung der Ameisen nicht existiert. Wir werden zudem im experimentellen Teile dieser Arbeit noch genugsam zu zeigen Gelegenheit haben, daß auch bei den Ameisen die Fernorientierung im Raume nicht anders vermittelt wird, als durch bestimmte Reizkomplexe in der Außenwelt, welche von den Sinnesorganen der Tiere perzipiert und im Zentralorgane in bestimmter räumlicher und zeitlicher Anordnung engraphiert werden. Je nach der besonderen anatomischen Ausbildung, welche die verschiedenen Sinnesorgane bei dieser oder jener Art erreicht haben und je nach der Kombination, in welcher synchrone, auf verschiedene Sinnesapparate gleichzeitig einwirkende Reizkomplexe im Zentralorgane zu geschlossenen »Wahrnehmungen« koordiniert werden, wird natürlich auch der bei der Orientierung verwertete Engrammschatz für jede Gattung, jede Spezies, ja für jedes Individuum ein etwas verschiedener sein

[1]) Eine gute (leider etwas zu kurz gehaltene) Zusammenstellung der betreffenden Literatur (bis 1903) findet sich bei Claparède (17); eine ausführliche Kritik der verschiedenen Ansichten bei Forel (67). (Bis 1909.)

müssen. Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, die speziellen anatomischen und physiologischen Verhältnisse der Sinnesorgane der Insekten (um deren Erforschung bei den Ameisen sich besonders Forel verdient gemacht hat) ausführlich zur Darstellung zu bringen; — ich möchte an dieser Stelle nur — hauptsächlich zum besseren Verständnis der im experimentellen Teile zu schildernden, oft recht komplizierten Versuchsanordnungen — noch eine summarische Übersicht aller derjenigen Sinnesrezeptionen geben, welche für die Raumorientierung der Ameisen überhaupt irgendwie in Betracht kommen können, mit welchen man also möglicherweise zu rechnen hat.

I. Der Geruchssinn.

Die Endapparate der Geruchsnerven sind bei den Ameisen (wie bei den Insekten überhaupt) zweifellos in den Endgliedern der Antennen lokalisiert. Die langen, ungemein beweglichen und geknieten (zweigelenkigen) Fühler der Ameisen erscheinen schon nach ihrem Bau ganz besonders geeignet, die Gegenstände der Außenwelt in allen Ebenen des Raumes abzutasten, und in der Tat ist der Fühlersinn der Ameisen in erster Linie ein mit dem Tastsinn aufs engste assoziierter Kontaktgeruchssinn, welcher die verschiedenen Geruchsemanationen der Außenwelt nicht wie unsere tief im Innern des Schädels versteckte Nasenschleimhaut in diffuser Mischung, sondern in ganz exakter räumlicher Anordnung aufnimmt. M. a. W. der Geruchssinn der Ameisen zählt (wie unser Auge) zu den sogen. »relationellen« Sinnen, welche dem Gehirn ihres Trägers räumlich wie zeitlich (in der Sukzession) scharf lokalisierte Engramme zu liefern imstande sind. Auf diesen Überlegungen hat bekanntlich Forel seine geniale Lehre vom topochemischen Fühlersinn der Ameisen aufgebaut, die wir in der Einleitung S. 9 schon näher geschildert haben. Daß ein solcher Sinn bei relativ so schwachsichtigen Geschöpfen wie Ameisen für die Orientierung im Raum eine enorme Bedeutung haben wird, ist von vornherein zu erwarten.

Demgegenüber ist das Ferngeruchsvermögen bei den Ameisen nur außerordentlich gering entwickelt — diese einigermaßen paradoxe Tatsache scheint durch zahlreiche Beobachtungen und Versuche nunmehr ziemlich festzustehen: So kann sich z. B. jeder leicht selbst davon überzeugen, daß Ameisen selbst sehr stark duftende und für sie ungemein »lustbetonte« Substanzen, wie Honig und Zucker, kaum aus größeren Entfernungen als 5 cm zu wittern

imstande sind! Jedenfalls erscheint es nach diesen Beobachtungen vollkommen ausgeschlossen, daß eine Ameise ihr Nest aus einer Distanz von mehr als einem halben Meter direkt durch den Geruchssinn wahrzunehmen vermag — namentlich nicht bei Gegenwind.

II. Der Tastsinn.

a) Die *Tasthaare der Fühler* arbeiten mit den Kontaktgeruchsorganen zusammen und kommen für anderweitige Wahrnehmungen nicht in Betracht.

b) Dagegen könnten die über die ganze Körperoberfläche verteilten starren Borstenhaare als Vermittler des Drucksinnes unter Umständen sehr wohl auch einmal in den Dienst der Raumorientierung treten — eine Möglichkeit, auf die meines Wissens Santschi (95) zuerst hingewiesen hat —, nämlich dadurch, daß mit ihrer Hilfe die Windrichtung wahrgenommen wird. Wenn auch dieser Umstand für gewöhnlich (namentlich bei Experimenten in geschlossenen Räumen) füglich vernachlässigt werden darf, so ist doch zuzugeben, daß es Fälle geben kann, wo ein kräftiger, stets von der gleichen Seite wehender Wind als Hilfskonstante für die Orientierung mit verwertet wird[1]).

III. Vibrationssinn (Luftvibrationssinn, Gehörsinn?).

Die Frage, ob Insekten »hören«, scheint trotz allen darauf gerichteten Untersuchungen noch immer nicht ganz sicher entschieden zu sein: Während Forel (67) allen darauf bezüglichen Angaben in der Literatur sehr skeptisch gegenübersteht, treten Wasmann (112), Wheeler (113) u. a. für die Existenz echter (d. h. nicht auf bloßer Erschütterung der Tastnerven beruhender) Gehörswahrnehmungen bei Insekten ein. Wie dem auch sei, jedenfalls steht fest, daß viele Ameisenarten durch Aneinanderreiben der gerillten Innenflächen der Hinterleibssegmente schrillende Laute, sogen. Stridulationen erzeugen und ebenso, daß sie solche Stridulationen von Gefährten (wahrscheinlich mittels der im Inneren der Tibien ausgespannten chordotonalen Organe) irgendwie wahrzunehmen vermögen [Janet (74), Sharp (102), Wheeler (113)]. Dieses Stridulationsvermögen ist namentlich bei *Myrmicinen* ausgebildet.

[1]) Es wäre interessant, die Frage experimentell zu prüfen. In vergleichend-morphobiologischer Beziehung scheint mir die Tatsache sehr zugunsten der Theorie zu sprechen, daß die auf offenen Flächen lebenden Arten in der Regel auch starke Behaarung des Körpers aufweisen — so z. B. die Wüstenameisen, ferner die auf Wiesen lebende *F. pratensis* gegenüber der im Walde jagenden *F. rufa* u. a. m.

doch dürfte es auch den *Camponotinen* nicht ganz fehlen[1]). Es ist aber äußerst unwahrscheinlich, daß diese Wahrnehmung sich auf größere Distanzen (über 1 m) in die Ferne erstreckt und so eine Rolle bei der Fernorientierung spielt. —

IV. Der Gesichtssinn. (Zum Teil nach Forel 67.)

Für ein relativ deutliches Sehen kommen ausschließlich die seitlich am Kopfe angebrachten Fazettenaugen in Betracht, die bekanntlich nach der heute allgemein als einzig richtig anerkannten Müller-Exnerschen Theorie (53) des musivischen Sehens von jedem Gegenstande ein einziges, aufrechtes Mosaikbild erzeugen. Die einzelnen Fazetten entwerfen also nicht je ein winziges Miniaturbildchen für sich, sondern empfangen nur ein einzelnes (mehr oder minder senkrecht einfallendes) Strahlenbündel, aus deren Summation, bzw. Iuxtaposition das Gesamtbild entsteht: Daraus folgt, daß die Deutlichkeit des Bildes mit der Zahl der Fazetten zunehmen muß, desgleichen nimmt sie zu mit der Länge der einzelnen Ommatidien, da hierbei alle nicht ganz senkrecht einfallenden Strahlen in der isolierenden Pigmentschicht absorbiert werden, wodurch störende Randblendungen (Vermischung der verschiedenen Fazetten angehörenden Strahlen) vermieden werden. Der Fernpunkt rückt vom Auge um so weiter ab, je flacher die Corneae, bzw. die Wölbung des Auges und je länger die Ommatidien sind. Die Arbeiter der meisten Ameisenarten besitzen eine relativ geringe Anzahl von Fazetten an jedem Auge (bei einer der bestsehenden Arten: *F. rufa* nach Forel nur 600), eine stark gewölbte Cornea und kurze Ommatidien: Demnach dürfte ein relativ deutliches Sehen (von Formen usw.) bei den Ameisen nur auf sehr kurze Distanzen (jedenfalls nicht über 1 m hinaus), statthaben. Je weiter ein Gegenstand vom Auge abrückt,

[1]) Ich selbst habe bei *F. rufa* wiederholt folgendes beobachtet: Wenn ich einen großen Käfer, etwa einen *Pterostichus* oder *Abax* in die Nähe einer Ameisenstraße setzte, so dauerte es gewöhnlich ziemlich lange, bis er von einer Ameise zufällig entdeckt wurde. Sobald aber erst einmal eine Rufa angebissen und die Verfolgung des Tieres aufgenommen hatte, so stürzten die Ameisen zahlreich von allen Seiten herbei und suchten die Beute wie eine Meute wilder Hunde; sie wurden dabei zum Teil aus einer Entfernung von 20—30 cm abgelenkt, und es bildete sich allmählich ein immer größerer Auflauf von aufgeregt hin- und herschießenden Ameisen. Davon, daß die Ablenkung aus der Entfernung erfolgte, konnte ich mich in vielen Fällen direkt überzeugen und feststellen, daß es sich dabei nicht um Mitteilung durch die Fühlersprache handelte. — Ich bin geneigt anzunehmen, daß sich die Ameisen auf diese Weise zur gemeinsamen Verfolgung einer schwer zu bewältigenden Beute gegenseitig »herbeirufen« können.

um so undeutlicher, verschwommener nur in allgemeinen Umrissen wird er wahrgenommen, und desto größer muß er sein, um selbst in dieser verschwommenen Weise wahrgenommen zu werden.

Die Funktion der kleinen (einlinsigen) Stirnaugen (Ocellen) ist noch immer eine recht unklare; jedenfalls aber spielen sie bei der visuellen Fernorientierung keine Rolle (Forel 62, 67).

Nach Santschi tut man gut, auch bei den relativ gut sehenden Arten prinzipiell zwei Funktionen des Gesichtssinnes auseinanderzuhalten, die beide für die Raumorientierung in ganz verschiedener Weise verwertet werden, nämlich:

1. Ein relativ deutliches Sehen von Formen, Farben und namentlich von Bewegungen in der Nähe. Dasselbe kommt nur auf sehr kurze Distanzen (höchstens 1 bis 1½ m) und auch so weit nur bei wenigen Arten (z. B. *Formica*) in Betracht; bei kleineren Arten mit einer Fazettenzahl unter 150 bis 200 *(Lasius, Myrmica, Tetramorium)* spielt diese Art des Sehens, welche allein eine Wahrnehmung und Engraphie komplexer optischer Bilder ermöglicht, für die Fernorientierung sicher keine Rolle.
2. Ein undeutliches Fernsehen, ein allgemeiner Lichtsinn, durch welchen nur sehr große lebhaft beleuchtete Gegenstände oder direkte Lichtquellen (die Sonne, eine Lampe) in ihren allgemeinen Umrissen, bzw. in Gestalt von leuchtenden Zonen, wahrgenommen werden. Dagegen erlaubt dieser Sinn den Ameisen solche Lichtquellen mit großer Genauigkeit räumlich zu lokalisieren, indem deren Strahlen stets nur eine beschränkte Anzahl von Fazetten zu treffen vermögen. So wird selbst sehr schlecht sehenden Arten, die nur über eine relativ geringe Fazettenzahl verfügen, noch eine sehr exakte Orientierung nach der Lichtquelle ermöglicht (»Lichtkompassinn« von Santschi).

Endlich ist in diesem Zusammenhange noch zu erwähnen, daß die Ameisen (bzw. Insekten überhaupt) ultraviolettes Licht wahrnehmen und sogar sehr empfindlich gegen solches sind (Lubbock, Forel 59, [!] 64), und zwar gelang es Forel, durch sinnreiche Versuche nachzuweisen, daß diese Wahrnehmung mittels der Augen geschieht und nicht etwa auf photodermatischem Wege. Dagegen scheinen die Ameisen Lichtstrahlen von noch geringerer Wellenlänge, z. B. Röntgenlicht, ebensowenig wahrzunehmen wie wir und auf der anderen Seite gegen rotes Licht so gut wie unempfindlich (blind?) zu sein. — Gestützt auf diese Tatsachen hat Santschi (96, p. 377) neuerdings darauf hingewiesen, daß hier vielleicht die Lösung des Rätsels liegen könnte, weshalb sich Ameisen nachts anscheinend ebenso gut wie am Tage, ja vielleicht noch

besser, orientieren. Zur Lösung der Frage schlägt er das folgende einfache Experiment vor: Man stelle nachts in der Nähe eines Nestes eine sogenannte »Ultraviolettlampe« auf, daneben (zur Kontrolle) und um selbst beobachten zu können eine gewöhnliche Rotglaslampe. Dann würde, falls Santschi Recht hätte, eine Veränderung der Stellung der roten Lampe ohne Einfluß auf die Richtung der wandernden Ameisen sein, während eine entsprechende Verschiebung der Ultralampe das Phänomen der virtuellen Orientierung zur Folge haben müßte. — Dabei ist allerdings zu bedenken, daß ein reichlicheres Vorhandensein von ultraviolettem Licht bei Nacht vorläufig noch keineswegs bewiesen ist.

V. Die Kinaesthesien (Muskel-, Lage-, Drehungs- und Bewegungssinn).

Die propriozeptive Sensibilität der Muskeln, Gelenke und des Integumentes (bei Verschiebungen, Veränderungen des Spannungsgrades einer Hautpartie) kann sich auch bei der Orientierung im äußeren Raum in beschränktem Maße beteiligen.

a) Als Schweresinn, Kraftsinn und sogenannter Ermüdungssinn:

α) Durch Wahrnehmung von Bodensteigungen oder -senkungen, indem die zur Überwindung der Schwerkraft bzw. zur Verhinderung des passiven Falles nötige Anspannung der Muskulatur dem Neigungswinkel natürlich proportional ist. Da aber die Körperkraft einer Ameise im Verhältnis zu ihrer Körpermasse eine ganz ungeheure ist, so dürfte unter normalen Verhältnissen eine deutliche Unterschiedsempfindung — zumal auf nicht ganz glattem Boden — hier erst bei sehr erheblichen Terrainneigungen zustande kommen (R. de Gourmont). Daß aber starke Böschungen auf die Marschgeschwindigkeit (und Ermüdbarkeit) größerer Ameisenarten, besonders in beladenem Zustande, doch einen gewissen Einfluß ausüben (und also wohl auch wahrgenommen werden) scheint mir aus gewissen Beobachtungen Forels (vgl. Einleitung S. 2, Anmerkung) unzweifelhaft hervorzugehen. Man darf ferner nicht vergessen, daß jede Änderung des Neigungswinkels zugleich eine entsprechende Verschiebung der relativen Projektion einer stabilen Lichtquelle auf der Netzhaut des Tieres zur Folge hat und daher auch auf diesem indirekten Wege zur Wahrnehmung gelangen könnte.

β) Zweitens wird der erhebliche Luftwiderstand, welchen ein kräftig und konstant von der gleichen Seite wehender Wind bietet, durch entsprechend kräftigere Innervation der dem Winde zugewendeten Körperseite kompensiert werden müssen und so unter Umständen als Hilfskonstante für die Orientierung mit verwertet werden können (Santschi 95). Umgekehrt wie bei der

Wahrnehmung von Neigungswinkeln dürfte bei der Leichtigkeit des Insektenkörpers diese funktionelle Mehrleistung der dem Winde zugewendeten Körperseite schon bei schwachem Winde eine sehr beträchtliche sein.

γ) Drittens endlich wird auch die Länge einer zurückgelegten Wegstrecke, teils durch rohe Abschätzung der dazu erforderlichen Zeitdauer, teils wohl auch durch die dabei auftretenden Ermüdungsgefühle, bis zu einem gewissen Grade von Genauigkeit im Sensorium der Ameise registriert werden. An der tatsächlichen Existenz dieser Podometerfähigkeit darf nach den übereinstimmenden Beobachtungen von Piéron, Cornetz und Santschi heute nicht mehr gezweifelt werden.

b) Kinaesthesie im engeren Sinne:

Wahrnehmung und Registrierung der bei Ausführung von Körperdrehungen benutzten Muskelsynergien und Bewegungsfolgen, sowie der dabei jedesmal stattfindenden Verschiebungen im Integument und in den Gelenken. Auf diese Weise können aktive Körperdrehungen nach ihrem Winkelgrade in ziemlich exakter Weise abgeschätzt und die betreffenden kinaesthetischen Engramme auch für die äußere Raumorientierung mit verwertet werden. Aber natürlich nur so lange, als die Kontinuität der Engraphie der aufeinanderfolgenden Drehungen in bezug auf eine bestimmte Ausgangsstellung streng gewahrt geblieben ist, oder dann in Verbindung mit einem anderweitigen sinnlich scharf lokalisierten Ortsengramm. Indessen ist eine Fähigkeit zur Engraphie komplizierter, eventuell einige Hundert Einzeldrehungen von ganz verschiedenen Winkelgraden umfassender Bewegungssukzessionen, wie sie Piéron ursprünglich postuliert hätte, bei Tieren mit so kleinem Gehirne wie Ameisen ausgeschlossen und selbst für den Menschen äußerst unwahrscheinlich (am ehesten dürfte eine solche Fähigkeit hier bei Blinden ausgebildet sein). Im kleinen, d. h. im Rahmen einer oder weniger sukzessive (zumal in rechten Winkeln) erfolgender Einzeldrehungen besteht sie dagegen wohl auch bei den Ameisen zu Recht.

Ein Otolithen- (Statolithen-) oder Vestibularsinn, d. h. eine Perzeption der bei aktiven und passiven Drehungen in den verschiedenen Ebenen des Raumes stattfindenden Winkelbeschleunigungen ist bei Insekten bisher nicht nachgewiesen worden. Demgemäß dürften sie auch passive (unter Ausschluß aller übrigen Sinneswahrnehmungen erfolgende) Körperdrehungen in der Horizontalebene kaum wahrnehmen, sofern die

Drehung nicht so rasch geschieht, daß die Wirkung der Zentrifugalkraft zur Geltung kommt.

Wenn wir nun zum Schlusse die im vorstehenden erörterten Sinnesenergien nochmals in bezug auf ihren direkten Wirkungsbereich übersehen, so konstatieren wir sofort, daß keine derselben eine direkte Perzeption des Nestes auf wesentlich größere Entfernungen als etwa einen Meter gestattet; — m. a. W.: Wir sind schon aus rein physiologischen Gründen zu der Annahme gezwungen, daß jede Orientierung über einen Meter hinaus, die wir bei Ameisen beobachten, eine indirekte Fernorientierung sein muß.

B. Die mnemischen Grundlagen[1]).

Wir haben gesehen, daß die indirekte Fernorientierung dadurch zustande kommt, daß eine mit dem Reizkomplex des Ausgangspunktes bzw. des Zieles assoziativ verknüpfte Reihe von intermediären Reizen mit den entsprechenden Engrammen durch den inneren Vorgang der mnemischen Homophonie (Wiedererkennung) sekundär identifiziert und nun sukzessive wieder abgewickelt wird — wobei natürlich diese Abwicklung in der umgekehrten Reihenfolge stattfinden muß, sofern es sich um einen Rückweg handelt (Reversion), dagegen in der ursprünglichen Folge bei der einfachen Wiederholung eines »Hinweges« (Reïteration). Es bleibt uns nun noch übrig, im folgenden einerseits die engraphische Wertigkeit der verschiedenen, bei der Fernorientierung der Ameisen in Frage kommenden Reizformen, und andererseits die näheren Bedingungen ihrer Reversion genauer zu analysieren; dabei wird es sich empfehlen, von den verschiedenen (in Wirklichkeit wohl stets eintretenden) Kombinationen mehrerer gleichzeitig für die Orientierung verwerteter Reizformen vorerst noch abzusehen und zunächst nur die einfachen Hauptfälle zu berücksichtigen.

Nach der Art und Weise ihrer Engraphie kann man die verschiedenen im vorhergehenden Kapitel aufgezählten Orientierungsreize zunächst in zwei Hauptkategorien scheiden, nämlich

1. in solche, die von vornherein nicht als Einzelreize, sondern nur in Form eines zusammenhängenden einphasigen (einzeitigen)

[1]) Die allgemeinen Regeln, wie sie hier für die Fernorientierung der Ameisen ermittelt werden, gelten natürlich auch für jede indirekte Orientierung beliebiger anderer Geschöpfe, sofern die Natur der dabei in Frage kommenden Reizkomplexe ähnliche mnemische Bedingungen erzeugt.

Gesamtkomplexes, also in globo, engraphiert werden: »Einphasige oder globale Komplexe« und

2. in solche Reize, die einzeln für sich engraphiert werden, so daß die ganze Orientierung in eine Reihe von qualitativ unterschiedenen zeitlichen Phasen zerfällt: »Mehrphasige oder differenzierte Komplexe«.

Der Mechanismus des mnemischen Ablaufs bei der Reversion und bei der Reïteration ist in beiden Fällen ein wesentlich verschiedener.

1. Die indirekte Orientierung auf Grund einphasiger (globaler) Komplexe.

Wir können die hierher gehörenden Spezialfälle folgendermaßen gruppieren:

a) die Orientierung nach der Lichtquelle
b) nach dem Winde . . . . . } Freie Orientierung
c) nach dem Erdmagnetismus (Kompaß)
d) nach der Schwerkraft . . . . . }

e) nach gegebenen topographischen Linien oder Konturen — einseitig (asymmetrisch) kanalisierte Orientierung; doppelseitig (symmetrisch) kanalisierte Orientierung
f) auf Ameisenstraßen[1] . . . .
g) auf einfachen Geruchsfährten[1] . . . .
h) nach gleichförmigen visuellen Wegmarken (rote Striche im Gebirge, Fußspuren) . .
i) das Herausfinden aus einem Labyrinthe an einer Schnur . . . . . .

flächenförmige und strichförmige Orientierung — Kanalisierte Orientierung

Die unter a bis d aufgezählten Fälle, bei denen es sich um eine praktisch unendlich weit entfernte Reizquelle (die Sonne, die Luftdruckmaxima, den magnetischen Erdpol, den Mittelpunkt der Erde) handelt, können wir allen übrigen Fällen (e bis i) als »freie Orientierung« gegenüberstellen, wogegen diese letzteren Fälle sich sämtlich dadurch auszeichnen, daß sich die Reizquelle im unmittelbaren Bereich der rezipierenden Sinnesorgane befindet: Orientierung auf vorgezeichneter Bahn oder »kanalisierte Orientierung«[2]).

[1]) Nicht im Sinne Forels: Sukzessive Engraphie einzelner Geruchsformen! — dieser Modus gehört zur Orientierung auf Grund differenter Komplexe.

[2]) Diese Unterscheidung ist insofern wichtig, als in ihr die Bedingung für das Zustandekommen jenes merkwürdigen Phänomens der »virtuellen Orientierung nach Transport« (vgl. Einleitung S. 13) ausgedrückt ist: Denn dieses Phänomen beruht in

Wir wenden uns nunmehr zur Analyse der mnemischen Verhältnisse bei den einphasigen (globalen) Orientierungskomplexen.

Der Grund, weshalb in allen diesen Fällen eine engraphische Fixierung der sukzessive einwirkenden Einzelreize nicht stattfindet, ist offenbar der, daß hier der intermediäre Gesamtkomplex aus lauter qualitativ und quantitativ vollkommen gleichwertigen Einzelreizen besteht, die sich zudem in gleichen Intervallen folgen oder (meistens) kontinuierlich ineinander überfließen, so daß also ein die Orientierungsphase zeitlich in ihrer ganzen Länge begleitender, vollkommen gleichförmiger Gesamtkomplex entsteht, der selbstverständlich auch nur einen einzigen (einphasigen) Engrammkomplex hinterlassen kann. Die weitere Folge eines solchen Verhaltens ist die, daß auch die Reversion dieser Komplexe (bei der Rückkehr) notwendig eine einphasige bzw. ganzphasige sein muß und daß somit eine eindeutige unmittelbare Richtungsangabe (relativ zum Ausgangspunkt und zum Ziel, = Vorzeichen der Orientierung) innerhalb der Kontinuität solcher Komplexe nicht aus der **zeitlichen** Aufeinanderfolge der Einzelreize resultieren kann, wie dies bei einer Sukzession von qualitativ verschiedenen Einzelkomplexen offenbar der Fall ist. Trotzdem ist eine derartige relative Richtungsangabe auch bei vielen der im vorstehenden aufgezählten Formen der einphasigen Fernorientierung tatsächlich gegeben, und es fragt sich nun, worauf dieselbe beruht.

Um darüber ins Klare zu kommen, greifen wir eines der einfachsten Beispiele, die indirekte Orientierung nach der Lichtquelle in einer Richtung (Santschi), heraus. Hier reicht ein einziger globaler Reiz für die Orientierung aus[1]) und

der Tat auf nichts anderem als auf der durch die relativ unendlich große Entfernung der Reizquelle bedingten Ubiquität der betreffenden (unter a bis d genannten) Orientierungsreize: Licht, Windströmung, magnetische Wellen. Infolgedessen wird bei Benutzung solcher allgegenwärtiger Reize eine reelle Orientierung (relativ zu einem bestimmten Ausgangspunkte oder Ziele) nur so lange möglich sein, als die Kontinuität dieser relativen Richtung streng eingehalten wird. Bei einer kanalisierten Orientierung dagegen wird schon eine geringfügige seitliche Verschiebung das Tier außerhalb des Wirkungsbereiches des betreffenden Reizkomplexes bringen und es daher notwendig desorientieren müssen.

[1]) Diese ungemeine Einfachheit des mnemischen Ablaufs bei der reinen Lichtorientierung Santschis muß die Frage nahelegen, ob es sich dabei nicht lediglich um einen hereditären Mechanismus handeln könnte — so daß also unser im 2. Kapitel, S. 44 aufgestellter Satz, daß eine indirekte Orientierung nur auf Grund individuell er-

bestimmt unter natürlichen Verhältnissen auch deren relative Richtung vollkommen eindeutig. Aber hier findet bei der Rückkehr nicht allein jene »phasische Reversion« des Gesamtkomplexes (in der Zeitfolge) statt, sondern offenbar zugleich auch noch eine sinnliche Reversion der **räumlichen** Anordnung desselben, indem der asymmetrisch (eventuell einseitig) auf scharf umschriebene Sinnesflächen der Retina lokalisierte Reizkomplex (das Bild der Sonne) nunmehr auf die »reziproken« Flächen (eventuell auf die korrespondierenden Punkte der andern Seite) umprojiziert wird[1]). Und da diese sinnliche Reversion natürlich an jedem beliebigen Punkte (normalerweise in der Kontinuität der durchlaufenen reellen Strecke) geschehen kann, so ist die Orientierung nach der Lichtquelle auch in bezug auf ihre relative Richtung (Vorzeichen) unmittelbar (d. h. an jedem beliebigen Punkte des Raumes) eindeutig bestimmt. Es hat damit die sogen. »Konstanzregel« von Cornetz (»Conservation de l'orientation primaire«) ihre einfache und natürliche Erklärung gefunden.

Es ist einleuchtend, daß diese von Santschi in scharfsinniger Weise auf die allgemeine Lichtorientierung der Ameisen angewandte Reversionstheorie sich ohne weiteres auch auf alle übrigen sinnlich scharf lokalisierten einphasigen Engrammkomplexe ausdehnen lassen muß, so daß wir sie als »Gesetz der sinnlichen Reversion« nunmehr ganz allgemein wie folgt formulieren können:

Eine indirekte Raumorientierung auf Grund einphasiger (globaler) Komplexe ist in bezug auf ihre relative Richtung (Vorzeichen) unmittelbar und ein-

worbener Engramme möglich ist, in diesem Falle eine Ausnahme erleiden würde. Einer solchen Annahme stände in der Tat nichts im Wege, wenn hier die Fortbewegung stets in der nämlichen stereotypen Richtung zum Einfallslote der Lichtstrahlen, also beispielsweise immer nur senkrecht zu ihm, erfolgen würde. Das ist aber in Wirklichkeit keineswegs der Fall, vielmehr kann die Fortbewegung in jedem beliebigen Winkel zur Richtung der Lichtstrahlen geschehen (mit Vorliebe allerdings parallel oder senkrecht zu ihr), so daß also doch in jedem Einzelfalle ein besonderes, in bezug auf seine sinnliche Lokalisation individuelles (plastisches) Engramm aufgenommen werden muß. Dagegen kann natürlich die Disposition sich bei Einzelwanderungen nach der Lichtquelle zu orientieren, eine hereditär fixierte sein.

[1]) Eine Reversion auf reziproke Netzhautpunkte (z. B. von vorn oben nach hinten unten) muß offenbar dann stattfinden, wenn der »Hinmarsch« in der Lotrichtung der Lichtstrahlen oder schräg zu ihr erfolgte, wogegen eine Reversion auf korrespondierende Punkte (im eigentlichen Sinne) nur dann stattfinden kann, wenn der Hinmarsch genau senkrecht zur Lichtrichtung geschah.

deutig bestimmt, wenn diese Komplexe asymmetrisch auf umschriebenen Sinnesflächen lokalisiert und somit sinnlich reversibel sind.

Die Richtigkeit dieses Satzes bewährt sich sofort an einer andern Form der freien Orientierung, bei der die Möglichkeit einer exakten sinnlichen Reversion auf den ersten Blick nicht so deutlich zutage tritt, nämlich bei der Orientierung nach der Intensität der Schwerkraft, infolge der Wahrnehmung von Neigungswinkeln vermittelst der kinaesthetischen Sinne. Obgleich dieses Vermögen bei Ameisen experimentell noch nicht erwiesen ist, so ist es natürlich doch denkbar, daß eine Ameise die beim geradlinigen Heruntersteigen auf einem steilen Abhang empfangenen kinaesthetischen Eindrücke in globo zu revertieren und sich so beim Aufstieg rein auf Grund dieser exakten Reversion wieder zum Ausgangspunkte zurückzufinden vermag[1]). Daß es sich auch hier tatsächlich um sinnlich asymmetrische, aber scharf (umschrieben) lokalisierte globale Komplexe handelt, geht aus der Überlegung hervor, daß die dabei notwendigen sukzessiven (rhythmischen) Muskelsynergien für die Vorderbeine ganz andere als für die Hinterbeine sind (die Hauptlast des Körpers ruht beim Abstieg auf den ersteren), also auch wohl verschiedene kinaesthetische Engramme liefern müssen. Das wird noch deutlicher, wenn es sich um Traversierung eines steilen Abhanges handelt, indem in diesem Spezialfalle die Asymmetrie nicht vorn und hinten, sondern links und rechts betrifft. Beim Gehen auf der Horizontalebene ist die Körperlast auf alle Extremitäten relativ gleichmäßig (in bezug auf den Normalzustand), jedenfalls aber bilateral symmetrisch verteilt und wird daher kein differentes kinaesthetisches Engramm entstehen können.

Im übrigen sind die Verhältnisse hier ganz ähnliche wie bei der einphasigen Lichtorientierung (namentlich auch in bezug auf die Möglichkeit der virtuellen Orientierung), nur nicht so prägnant. Jedenfalls aber dürfte diese Form der Fernorientierung, zumal bei den Ameisen, kaum jemals für sich allein, sondern nur als untergeordneter Hilfsfaktor in Betracht kommen.

Noch wesentlich einfacher liegen die Verhältnisse hinsichtlich der sinnlichen Reversion in den Fällen, wo der globale Komplex durch vorgebildete topographische Linien repräsentiert ist. So

[1]) Beim Menschen jedenfalls ist die Fähigkeit kinaesthetischer Differenzierung von Muskelsynergien — nicht nur der Qualität, sondern auch dem Grade nach — eine äußerst feine.

ist es z. B. ein sehr häufiges Vorkommnis, daß eine Ameisenkolonie sich am Fuße einer Mauer, unter dem Randstein eines Trottoirs oder an einem nach Süden oder Westen abfallenden Wiesenbord angesiedelt hat; die Ameisen pflegen dann bei ihren Ausgängen diesen festen Konturen meist noch eine Strecke weit zu folgen, bevor sie an irgendeiner Stelle, sei es in freier Orientierung oder einer Geruchsfährte folgend, ins offene Terrain abschwenken. Die sinnliche Reversion eines solchen (aus einer visuellen und einer topochemischen Komponente bestehenden) einphasigen Komplexes ist natürlich eine ungemein einfache. Da es sich nämlich um eine streng einseitig kanalisierte Orientierung handelt, so genügt hier schon eine ganz rohe Lokalisation des Komplexes nach der Körperhälfte. Wenn beispielsweise eine Ameise die Mauer während der Hinreise mit dem linken Fühler palpiert und mit dem linken Fazettenauge gesehen hatte, so braucht sie diese allgemeinen Eindrücke bei der Rückkehr lediglich auf die entsprechenden Organe der andern Seite — ohne jede nähere Lokalisation — umzukehren, um den Anforderungen einer exakten sinnlichen Reversion zu genügen.

Dagegen kann hier durch das Experiment des »seitlichen Transportes« offenbar auch eine virtuelle Orientierung erzielt werden, indem z. B. eine auf der Heimkehr begriffene Ameise auf einen Punkt (an der Mauer) jenseits des Nestes versetzt wird: Sie wird dann zweifellos ihre bisherige Richtung ruhig beibehalten und sich somit geradewegs vom Neste entfernen. Allein diese Täuschung dürfte — wenigstens in den Fällen, wo die Mauer von den Ameisen nur in einer Richtung (vom Neste aus) flankiert wird — kaum längere Zeit anhalten, indem das Tier allein schon aus der Abwesenheit von Begegnungen mit Freunden (Gefühl der Vereinsamung) bald merken wird, daß es nicht mehr auf der allgemeinen Durchgangsstrecke marschiert[1]).

Wir wenden uns nun noch kurz zu denjenigen globalen Komplexen, welche entweder ganz diffus, flächenförmig, oder zwar umschrieben, aber strichförmig oder vollkommen symmetrisch auf den rezipierenden Sinnesflächen lokalisiert sind. Wenn unsere bisherigen Deduktionen stimmen, so wäre also zu erwarten, daß eine Orientierung auf Grund solcher Komplexe in bezug auf ihr Vorzeichen (ihre relative Richtung) im Prinzip zweideutig determiniert ist; — derart, daß bei-

[1]) Alle diese Vorgänge hat Cornetz bei *Messor barbarus* tatsächlich experimentell beobachtet und in seinem Hauptwerke (20, p. 35 ff.) ausführlich geschildert.

spielsweise eine Ameise, welche, sagen wir vom Endpunkte ihrer Reise plötzlich auf irgendeinen Punkt in der Kontinuität des Komplexes versetzt würde, auf keine Weise entscheiden könnte, welche der beiden Richtungen zum Nest, welche zum Ziele führt. Sie wäre dann offenbar genötigt, den gesamten vor ihr liegenden Teilkomplex aufs Geratewohl in der einen oder anderen Richtung phasisch zu revertieren und wäre erst bei Ankunft am Ende der Phase imstande, zu erkennen, ob sie zufällig richtig oder falsch gegangen ist. Dagegen wäre in der Nähe des Anfangs- oder Endpunktes eines solchen Komplexes ein Zweifel über die einzuschlagende Richtung natürlich ausgeschlossen (oder würde sehr bald gehoben), einerseits, weil daselbst der initiale Komplex (Nest, Ziel) noch unmittelbar sinnlich gegenwärtig ist, andererseits, weil bei zufälliger Verfolgung der falschen Richtung der homophone Komplex natürlich sehr bald verschwinden würde.

Die beiden Spezialfälle, die hier, bei den Ameisen, in erster Linie in Betracht kommen, sind die Orientierung auf einfachen Geruchsfährten und auf Heerstraßen.

Bei der einfachen (reinen) Fährtenorientierung (also nicht im Sinne Forels: Sukzessiv assoziierte topochemische Einzelengramme) handelt es sich, sofern die Fährte (bei diffuser Beleuchtung oder im Dunkeln) über ebenen, glatten und vollkommen homogenen Boden verläuft[1]), tatsächlich um nichts anderes als um einen diffus bzw. symmetrisch lokalisierten einphasigen topochemischen Komplex, bestehend aus der symmetrischen, globalen topochemischen Wahrnehmung der (links wie rechts gleichartigen) Beschaffenheit des Terrains und der globalen Wahrnehmung der in der Mitte sich hinziehenden Geruchsspur. Bei der einfachen (unkomplizierten) Heerstraßenorientierung — sagen wir auf einer Straße von *F. rufa*, die quer durch eine Wiese zieht — käme hierzu noch der topochemisch-visuelle globale Komplex der (links wie rechts gleichartigen) Beschaffenheit der Seitenränder der Straße, die also im eben angenommenen Falle aus lauter ganz ähnlichen Grashalmen gebildet wären und daher ebenfalls symmetrische globale Komplexe darstellen würden.

Eine Ameise, die vom Neste weg plötzlich irgendwo auf die Kontinuität einer so beschaffenen Heerstraße oder Geruchsfährte

[1]) Das wird allerdings in freier Natur kaum je für längere Strecken zutreffen.

versetzt würde, wäre also hinsichtlich der einzuschlagenden Richtung vollständig ratlos. Anders aber, wenn sie diese Fährte oder Straße an irgendeinem Punkte spontan verlassen hat, um z. B. seitwärts zu jagen: Dann wäre es denkbar, daß sie, je nachdem dieser Abstecher nach rechts oder nach links erfolgt ist, im Momente des Austrittes aus dem globalen Komplex ein sinnlich asymmetrisch und scharf lokalisiertes kinaesthetisches Einzelengramm registriert hat, welches ihr beim späteren Wiedereintritt in die Straße eventuell eine exakte sinnliche Reversion ermöglichen und somit die relative Richtung ihrer Orientierung eindeutig bestimmen würde (Fig. 1).

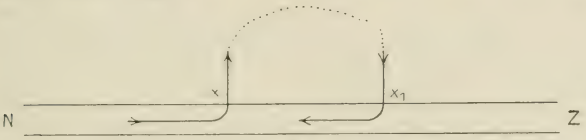


Fig. 1.

Reversion eines kinaesthetischen Winkelengramms: Bei x (Austritt aus der Straße) Drehung der Längsachse des Körpers nach links, bei x_1 (Wiedereintritt in die Straße) entsprechende Drehung nach rechts.

Nun hat aber Bethe durch seine Versuche über die »Polarisation« der Geruchsspur von *Lasius* angeblich bewiesen, daß die Ameisen imstande sind, die beiden Richtungen ihrer Fährte auch aus der Beschaffenheit der Spur selbst anscheinend unmittelbar zu unterscheiden — eine Tatsache, die mit den im vorstehenden gegebenen logischen Deduktionen allerdings in bedenklichem Widerspruche stehen würde. (Sogenanntes »Polarisationsphänomen« von Bethe, vgl. Einleitung S. 5). Wir kennen zwar etwas Ähnliches (was man daher füglich als »visuelle Polarisation« bezeichnen könnte) allerdings auf visuellen Spuren, so wenn z. B. ein wegloser Aufstieg im Gebirge durch Zeichen von bestimmter Farbe und Form — beispielsweise durch rote Pfeile — markiert ist; desgleichen wird natürlich eine Orientierung nach menschlichen oder tierischen Fußspuren durch deren Form in bezug auf die relative Richtung eindeutig und unmittelbar (d. h. an jedem beliebigen Punkte der Kontinuität) bestimmt. Aber in allen diesen Fällen handelt es sich eben in Wirklichkeit nicht um irreversible einphasige Komplexe, sondern um eine Sukzession von zwar gleichartigen (und daher in ihrer Gesamtheit allerdings einen einphasigen Komplex bildenden) Einzelkomplexen, die sich aber asymmetrisch auf umschriebenen

Sinnesflächen (der Retina) abbilden und daher räumlich reversibel sind.

Eine eindeutige Richtungsbestimmung globaler Komplexe wäre endlich auch so denkbar, daß unter sich gleichartige und symmetrische (folglich irreversible) Einzelreize sich rhythmisch in verschieden großen Abständen (mindestens drei verschieden lange Pausen) folgen würden:

N — — — — — — — — — Z

Dann wäre diese ungleichmäßige Sukzession in den beiden Richtungen dem Rhythmus nach verschieden (in der Richtung NZ: kurz — mittel — lang, kurz — mittel — lang usw.; in der Richtung ZN: mittel — kurz — lang, mittel — kurz — lang usw.) und würde daher eine »rhythmische Reversion« gestatten.

Auf welche Weise jedoch eine »Polarisation« auf einer einfachen und in beiden Richtungen begangenen Geruchsspur zustande kommen sollte, ist noch immer absolut unklar. Auch ich stimme daher im Prinzip mit Forel und Wasmann darin überein, daß Bethe hier einen Schluß gezogen hat, der sich aus den vorliegenden Tatsachen keineswegs zwingend ergibt; — ja ich möchte noch weiter gehen und behaupten, daß dieser Schluß aus den Tatsachen, so wie sie Bethe vorlagen, überhaupt nicht gezogen werden konnte. Ohne meinen eigenen, im experimentellen Abschnitte dieser Arbeit ausführlich zu schildernden Versuchen vorgreifen zu wollen, möchte ich nämlich hier nur kurz andeuten, daß es sich bei dem Betheschen Phänomen wohl sicher um eine Pseudopolarisation handelt, in dem Sinne, daß der Spurgeruch an den beiden Enden der Fährte wahrscheinlich gewisse qualitative Differenzen aufweist, deren Intensität je weiter von der respektiven Quelle entfernt um so mehr abnimmt. Wenn dem so wäre, so würde also eine Geruchsfährte nicht einen einphasigen apolaren Komplex darstellen, sondern tatsächlich aus zwei in umgekehrter Richtung sich überlagernden gleichsam quantitativ polaren einphasigen Komplexen bestehen — ein Verhalten, das sich graphisch ungefähr wie in Fig. 2 wiedergeben ließe.

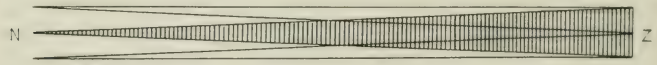


Fig. 2. Globale Polarisation.

Eine so beschaffene Spur wäre nun zwar in bezug auf ihre relativen Richtungen allerdings nicht unmittelbar eindeutig bestimmt, aber eine plötzlich irgendwo auf deren Kontinuität versetzte Ameise müßte dann doch, falls sie (zunächst) falsch gehen würde, aus der beständigen Abnahme des von ihr erstrebten

»Zielgeruches« (bzw. aus der ständigen Zunahme des falschen Geruches) ihren Irrtum allmählich bemerken. Es wäre also — wenn man so sagen darf — eine »globale Polarisation« der Spur vorhanden und zwar nach unserem obigen Schema sogar eine doppelte — eine Pseudopolarisation, aus welcher die relativen Richtungen der Phase, wenn auch nicht unmittelbar, so doch im Verlaufe der phasischen Reversion schon nach kurzer Zeit sich ergeben würden[1]. — Wieweit diese Annahme den tatsächlichen Verhältnissen entspricht und wie sie sich sachlich näher begründen läßt, wird durch neue sorgfältige Versuchsreihen zu entscheiden sein.

2. Die indirekte Orientierung auf Grund mehrphasiger (differenzierter) Komplexe.

Das erste, was wir über den mnemischen Mechanismus einer solchen Orientierung (auf Grund mehrerer sukzessive assoziierter qualitativ verschiedener Einzelengramme) mit Sicherheit aussagen können, ist der Satz, daß dieselbe hinsichtlich ihrer relativen Richtung im Prinzip eindeutig bestimmt sein muß (vgl. S. 54). Ob sie es aber in praxi, d. h. im einzelnen Falle, ist, wird in erster Linie von der Anzahl der Reiterationen des betreffenden Komplexes in jeder Richtung (und von der seither verstrichenen Zeit) abhängen, denn da nach Semon (09, S. 136) die Ekphorie sukzessive erzeugter Engramme »polar ungleichwertig« ist (d. h. »sukzessiv verknüpfte Engramme wirken weit stärker in der Reihenfolge ihrer Entstehung aufeinander ekphorisch als umgekehrt«), so ist es klar, daß die korrekte sukzessive Reversion eines aus zahlreichen sukzessiven Einzelengrammen bestehenden Komplexes nach einer Erstreise, also nach nur einmaliger Erfahrung, eine sehr unvollkommene, eventuell unmögliche sein wird.

Vom mnemischen Gesichtspunkte aus ist diese Form der indirekten Fernorientierung unbedingt als die höchste zu betrachten, denn sie stellt an die individuell-mnemischen (plastischen) Fähigkeiten eines Lebewesens zweifellos sehr hohe Anforderungen. Genetisch läßt sie sich wenigstens bei den Ameisen vielleicht aus

[1]) Diese Möglichkeit hat übrigens schon Bethe selbst kurz angedeutet; — allerdings nicht in seiner Hauptarbeit (5), sondern in seiner Polemik gegen Wasmann (6) bei welcher Gelegenheit er seine Polarisationshypothese in ihrer ursprünglichen Form im wesentlichen selbst zurückzog. Bethe ließ es damals unentschieden, ob das Polarisationsphänomen auf einem »Gefälle des Erregungsstoffes« (= globale Polarisation mihi?), oder auf einer polaren Anordnung der ganzen Fußstapfen (= Wasmanns »Geruchsform«) oder endlich, entsprechend seiner ursprünglichen Ansicht, auf einer polaren Anordnung der chemischen Teilchen beruhe.

der einphasigen Orientierung in der Weise ableiten, daß sich zunächst mehrere qualitativ verschiedene globale Komplexe sukzessive aneinanderreihen [1]). Als Spezialfälle dieser Art seien erwähnt: a) die allgemeine Lichtorientierung in zwei sukzessive eingehaltenen Richtungen, b) die Fälle, wo eine Fährte oder Heerstraße der Reihe nach über ganz verschieden beschaffenes Terrain verläuft, so wenn sie sich beispielsweise vom Neste weg erst über Waldboden, dann durch eine Wiese, endlich über einen steilen steinigen Abhang hinziehen würde, oder wenn eine »freie« Lichtorientierung später durch den globalen einseitig kanalisierten Komplex einer Mauer abgelöst wird. In diesem Sinne können sich natürlich die verschiedenen globalen Komplexe in der mannigfachsten Weise kombinieren — entsprechend den unendlichen Möglichkeiten, welche durch die besondere räumliche Lage der einzelnen Nester gegeben sind.

Von hier bis zur höchsten mnemischen Stufe der indirekten Fernorientierung, wie sie auf Grund einer sukzessiven Assoziation zahlreicher diskontinuierlicher, qualitativ verschiedenwertiger Einzelkomplexe zustande kommt, gibt es natürlich alle denkbaren Übergänge: Daß aber auch diese höchste Stufe der Orientierung bei Insekten — wenn auch in vereinfachter Form — tatsächlich vorkommt, daran kann nach den zahlreichen sorgfältigen Beobachtungen, welche besonders an fliegenden Hymenopteren von Fabre, Forel, Lubbock, Romanes, Peckham, v. Buttel, Bonnier, Marchand, Bouvier, Kathriner, Yung u. a. angestellt wurden, heute nicht mehr gezweifelt werden. Wenn beispielsweise eine Biene immer wieder zu einem weit vom Stocke abliegenden Orte zurückkehrt, wo ihr einmal Honig gereicht wurde, so ist dies kaum auf andere Weise zu erklären, als durch die Annahme, daß diese Biene von dem Wege zum Honig (und zurück) zahlreiche diskontinuierliche und qualitativ verschiedenwertige visuelle Einzelengramme in ihrem Gehirn aufgespeichert hat, die sie nun — je nachdem sie von dem Zielengramme des Honigs oder des Nestes beherrscht ist — nach Belieben in der einen oder in der anderen Richtung sukzessive zu ekphorieren und mit den homophonen Reizkomplexen zu identifizieren vermag. Da ferner alte Bienen sich aus einer

[1]) Eine simultane Kombination mehrerer einphasiger qualitativ verschiedener Komplexe dürfte unter natürlichen Verhältnissen wohl in allen Fällen existieren. So hat beispielsweise Santschi durch Anwendung seines genialen Spiegelversuches auf Ameisenstraßen neuerdings den Nachweis erbracht, daß selbst hier, bei einer so streng kanalisierten Orientierung, zu dem globalen Komplex der Straße fast immer zugleich ein scharf lokalisiertes Lichtengramm hinzutritt, welches die relative Richtung der Orientierungsphase eindeutig bestimmt.

Entfernung von mehreren Kilometern mit Sicherheit zu ihrem Stocke zurückfinden können, muß die Zahl solcher Ortsengramme bei einem einzelnen Individuum als eine relativ sehr bedeutende bezeichnet werden — ein individueller Engrammschatz, der wahrscheinlich von der jungen Biene ganz allmählich — auf immer weiter ausgedehnten Flügen erworben wird und durch fortgesetzte Anlagerung neuer Engramme eine immer feinere Ausgestaltung und Bereicherung erfährt.

Was nun wieder die Ameisen betrifft, so sind diese (in der Arbeiterkaste, von der hier einzig die Rede ist) gegenüber ihren fliegenden Verwandten aus der Hymenopterenordnung allerdings mit Bezug auf die Erwerbung zahlreicher sukzessiv assoziierter Ortsengramme bedeutend im Nachteil, weil sie, nicht nur wegen ihrer am Boden kriechenden Lebensweise, sondern auch zufolge der mangelhaften Entwicklung ihres Gesichtssinnes, bei der Fortbewegung auf ein viel langsameres Tempo angewiesen sind und in der Zeiteinheit nur einen sehr beschränkten Umkreis direkt mit ihren Sinnen beherrschen: Sie leben gleichsam in einer optischen und topochemischen Miniaturwelt, deren einzelne Reizkomplexe naturgemäß viel stärkeren Veränderungen unterworfen sind als die großen Objekte unserer Umwelt. So wird z. B. eine Ameise, die eine bestimmte Gegend nach längerem Intervalle wieder besucht, dort unter Umständen »keinen Stein mehr auf dem anderen« finden, indem sich die betreffende Örtlichkeit unter dem Einflusse der Witterung, des Pflanzenwuchses oder gar menschlicher Intervention mittlerweile bis zur Unkenntlichkeit verändert hat. Einer Biene wird das bei den relativ riesigen visuellen Komplexen (Bäumen, Häusern, Hügeln usw.), nach denen sie sich orientiert, nicht so leicht passieren.

Nichtsdestoweniger darf, glaube ich, daran festgehalten werden, daß auch bei Ameisen eine Erwerbung distinkter Lokalengramme im Prinzip durchaus möglich ist, auch topochemischer Engrammsukzessionen, und zwar selbst unabhängig von der gewöhnlichen Kanalisierung durch eine Heerstraße oder Geruchsfährte, also auf freier Orientierung. Eine solche nicht kanalisierte topochemische Orientierung würde dann natürlich auf einer viel höheren Stufe stehen als die gewöhnliche[1]) globale Orientierung nach einer topochemischen Spur[1]) und könnte aus dieser letzteren zwanglos in der Weise abgeleitet werden, daß

[1]) Dieser wesentliche Unterschied (zwischen globaler und differenzierter topochemischer Orientierung) ist auch von Forel nicht immer mit genügender Schärfe auseinandergehalten worden.

sich zu dem globalen Komplex der Fährte allmählich topochemische Einzelengramme in wachsender Zahl hinzugesellen, die dann schließlich auch nach Verwischung oder Verflüchtigung der Geruchsspur für die Orientierung ausreichen. Allerdings ist dabei zu bedenken, daß infolge der äußerst beschränkten Fernwirkung des topochemischen Sinnes, der ja hauptsächlich ein Kontaktsinn ist, eine homophone Vergleichung solcher Engramme jeweilen nur aus nächster Nähe möglich ist, so daß eine freie Orientierung nach einer topochemischen Sukzession natürlich eine viel größere Zahl von Einzelengrammen zur Voraussetzung haben würde, als eine optische Orientierung mit beschränktem Gesichtsfeld. Man vergesse aber andererseits auch nicht, daß gerade topochemische Engrammkomplexe ihrer räumlichen Form nach vielfach eine weitgehende globale Kanalisierung der Orientierung gestatten; ich erinnere da nur an den oben S. 57 erwähnten Fall einer Mauer, eines Wiesenbordes u. dgl., die oft auf weite Strecken verfolgt werden können, ohne daß im Verlaufe dieser Kanalisierung eine Engraphie weiterer Details nötig wird.

Wie orientiert sich aber das Tier weiter, wenn es gilt, einen solchen globalen topochemischen (und visuellen) Komplex an irgendeinem Punkte (der durch ein besonderes Engramm markiert sein kann) zu verlassen? Dann können, in Verbindung mit dem globalen Komplex der veränderten Bodenbeschaffenheit (das Tier ist z. B. aus einer Wiese in ein Ackerfeld oder auf einen Feldweg getreten) zunächst stabile visuelle Komplexe die weitere Richtung der Lokomotion bestimmen: Bäume, beleuchtete Häuserwände und dgl. Aber selbst dann, wenn einmal alle weiteren äußeren Anhaltspunkte eine Strecke weit gänzlich fehlen sollten, sind die dem Tiere zu Gebote stehenden physiologisch-mnemischen Hilfsmittel noch nicht erschöpft: Dann wäre es denkbar, daß ein propriozeptives Engramm von dem Winkelgrade, unter dem der globale (lineare) Komplex habituell verlassen wird, fixiert wurde, das nun die konstante Einhaltung einer bestimmten neuen Richtung mit Hilfe des Muskelsinnes so lange garantiert, bis wiederum neue Komplexe der Außenwelt in den Bereich der Sinneswahrnehmung treten und die weitere Führung der Orientierung übernehmen. —

So sind also die physiologisch-mnemischen Grundlagen der Fernorientierung auch bei den Ameisen ungemein mannigfaltige. Inwieweit nun alle die im Vorstehenden theoretisch erörterten Möglichkeiten in praxi tatsächlich vorkommen und in welchen Kombinationen, das im einzelnen festzustellen, wird die Hauptaufgabe des folgenden experimentellen Teiles dieser Arbeit sein.

II. Spezieller Teil.

Beobachtungen und Experimente.

Vorbemerkungen über die Untersuchungsmethoden.

Die Raumorientierung der Ameisen, so wie sie sich in der Natur abspielt, ist kein einfacher physiologischer Vorgang, sondern je nach der Spezies ein mehr oder minder kompliziertes psychobiologisches Phänomen, das in seiner Einheit, d. h. im Zusammen-

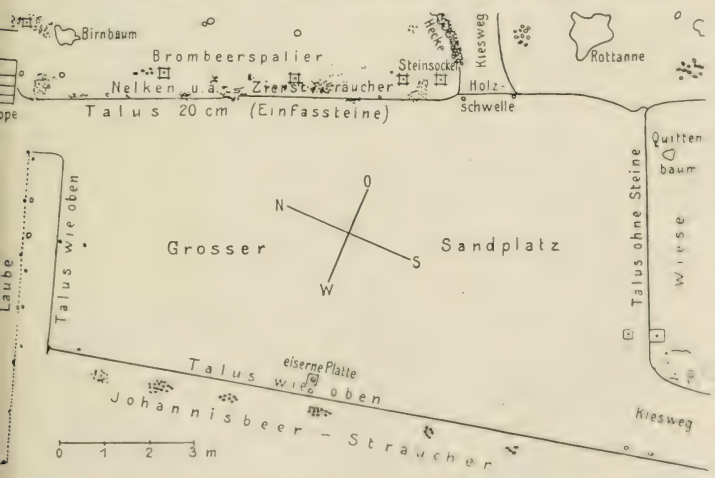


Fig. 3.

wirken sämtlicher Komponenten, nur in der freien Natur vorkommt und daher auch nur dort richtig erfaßt werden kann. Von dieser Überlegung ausgehend habe ich einen großen Teil der folgenden Beobachtungen und Experimente im Freien an natürlichen Ameisenkolonien ausgeführt und nur da, wo das Freilichtexperiment zur vollständigen und einwandfreien Analyse einer einzelnen

Komponente der Raumorientierung nicht ausreichte, künstliche Versuchsbedingungen ergänzend herangezogen.

Als Hauptschauplatz der meisten Versuche im Freien diente mir ein größerer, mit Sand bestreuter freier Platz (Spielplatz) und dessen Umgebung im Garten, der sich zur Ausführung einer großen Reihe von Versuchen ganz besonders eignete. Die näheren topographischen und visuellen Details dieses Platzes — Einzelheiten, auf die ich im folgenden wiederholt Bezug zu nehmen habe — sind in der vorstehenden Skizze (Fig. 3) mit Namen eingetragen und mögen jeweilen hier nachgesehen werden, da ich diese Bezeichnungen, um die Übersichtlichkeit der Kurven nicht zu erschweren, in den folgenden Figuren weggelassen habe.

Zur Aufzeichnung meiner Beobachtungen und Versuchsresultate bediente ich mich mit großem Vorteil der graphischen Methode von Cornetz: Die von den Ameisen beschriebenen Wegkurven wurden — in angemessener Entfernung hinter dem wandernden Tier — vorsichtig im Terrain markiert[1]), sodann — nach Beendigung des betreffenden Versuches — aufs Genaueste ausgemessen und in verkleinertem Maßstabe in einen im voraus angefertigten geometrischen Plan eingezeichnet. — Man erhält so von dem Verlaufe der Reisen überaus exakte und zuverlässige Übersichtsbilder, an welchen man nachträglich noch beliebige Messungen vornehmen kann und deren Betrachtung oft auf den ersten Blick überraschende Tatsachen erkennen läßt, die einem bei der bloßen Verfolgung der Wanderung mit den Augen sicher entgangen wären.

Wo es sich darum handelte, eine einzelne Komponente der Fernorientierung für sich allein, d. h. unter Ausschluß aller übrigen Möglichkeiten, zu studieren, trat das »künstliche« Experiment (im Zimmer) in seine Rechte. Die Versuchsanordnung gestaltete sich dabei im allgemeinen folgendermaßen:

Als Basis für die meisten dieser Versuche diente mir ein Experimentiertisch, den ich eigens zu diesem Zwecke nach meinen Angaben konstruieren ließ und der sich in der Folge auch sehr gut bewährte (Fig. 4, S. 67).

Ein 90 cm hohes eisernes Stativ trägt eine auf starkem Holzkreuz (H) montierte kreisrunde Scheibe aus stärkstem, doppelt geleimtem steifem Karton; der Durchmesser der Platte beträgt 1 m.

[1]) Die Markierung geschah je nach Umständen bald durch direktes Einzeichnen in den Sand bzw. den Erdboden, bald durch Aufstreuen von pulverisiertem Gips oder durch aufgelegte Zweige, Blätter, Steine usw.

ihre Dicke 1 cm. Ein zentraler Kreis von 50 cm Durchmesser kann vermittelst zweier diametral-symmetrisch angebrachter kleiner Schrauben (als Handgriffe dienend) für sich gedreht werden. Die mit weißem Papier überzogene Tischplatte ist sowohl in der Horizontalebene (in einem im Inneren des Stativs laufenden Kugellager) leicht und geräuschlos drehbar, als auch in der Vertikalebene, entsprechend einem Durchmesser (in einem oben angebrachten Scharniergelenk, Ch) in jedem beliebigen Neigungswinkel, bis zu 75° verstellbar; beide Bewegungen sind genau

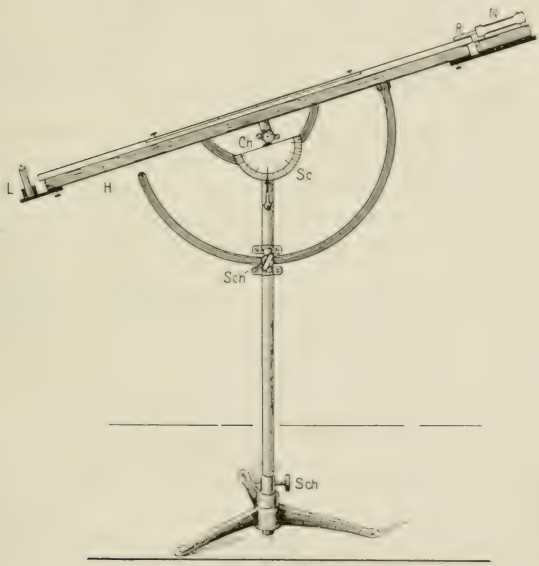


Fig. 4.

zentriert und können durch Anziehen von Flügelschrauben (Sch) in jeder gewünschten Stellung fixiert werden. Der Neigungswinkel der Platte ist an einer unten angebrachten Skala (Sc) in Bogengraden abzulesen. Am Rande des Holzkreuzes, welches die Platte trägt, sind entsprechend den Kreisquadranten symmetrisch vier Brettchen festgeschraubt, die zum Anbringen der Beleuchtung (L) und zum Tragen des künstlichen Nestes (N) (Lubbocksches Flachrahmennest) bestimmt sind. Das Ameisennest ist durch eine Glasröhre (R) mit dem Tische verbunden, dessen Rand ringsum

mit Baumteer bestrichen ist, um ein Entweichen der Ameisen zu verhindern.

Um die Möglichkeit einer Orientierung nach größeren Objekten des Zimmers mit Sicherheit auszuschließen und um zugleich die Beleuchtungsverhältnisse beliebig variieren zu können, baute ich um den Experimentiertisch ein Dunkelzelt aus absolut lichtundurchlässigem schwarzem Tuche, derart, daß der ganze Horizont der Scheibe von einem gleichmäßig schwarzen Baldachin überwölbt wurde. Zudem gebrauchte ich noch die (vielleicht überflüssige) Vorsicht, mich jedesmal, wenn ich mit relativ gut sehenden Arten (*F. rufa*) experimentierte, ganz schwarz zu kleiden und namentlich auch das Gesicht mit einer schwarzen Maske zu umhüllen, und überdies meinen Standort als Beobachter von Zeit zu Zeit zu verändern.

Zur isolierten Analyse der Fährtenorientierung und namentlich zum Studium der Orientierung nach topographischen und kinaesthetischen Engrammkomplexen war es ferner unerläßlich, auch die allgemeine Lichtorientierung von Santschi sicher ausschließen zu können. Am zuverlässigsten wäre dieses Postulat zweifellos durch Herstellung einer auch für den fein abgestuften Lichtsinn der Ameisen vollkommen diffusen Beleuchtung zu erreichen gewesen; allein dieses Verfahren wäre, um absolut einwandfrei zu sein, mit verhältnismäßig hohen Kosten verbunden gewesen und mußte daher außer Betracht fallen. Zuletzt verfiel ich auf ein sehr einfaches Auskunftsmittel, das sich nichtsdestoweniger bei sämtlichen von mir ausgeführten Kontrollversuchen als absolut zuverlässig erwiesen hat und das ich als die »Methode der bipolaren Beleuchtung« bezeichnen möchte. Das Prinzip ist folgendes:

1. Es werden statt einer einzigen Lichtquelle deren zwei (z. B. Kerzen) verwendet, die an zwei diametral entgegengesetzten Punkten der Peripherie der Scheibe (entsprechend einem Durchmesser) aufgestellt werden.

2. Es wird grundsätzlich vom Zentrum des Tisches aus experimentiert, indem man die abzuholenden Larven, das Futter usw. stets ins Zentrum der Scheibe bringt.

Bei dieser Versuchsanordnung ist es klar, daß eine vom Zentrum abgehende Ameise, ob sie nun in der Richtung zum Nest oder in der entgegengesetzten Richtung marschiert, in beiden Fällen vollkommen identische, spiegelbildlich gleiche Lichteindrücke empfangen wird, die sie folglich auch nicht eindeutig sinnlich

revertieren kann; d. h. ihre Orientierung muß hinsichtlich der relativen Richtung offenbar zweideutig determiniert sein und es wird ebensoviel Wahrscheinlichkeit bestehen, daß sie nach der falschen wie nach der richtigen Seite abgehen wird — sofern nicht andere Faktoren vorhanden sind, welche die relative Richtung unmittelbar eindeutig bestimmen! Wenn also z. B. bei dieser Versuchsanordnung ein ebenso hoher Prozentsatz von Individuen falsch geht wie richtig, so darf man füglich auf die Abwesenheit solcher anderweitiger richtungsbestimmender Faktoren schließen.

A. Die Orientierung auf Geruchsfährten.

1. Kritische Bemerkungen über das sogenannte Polarisationsphänomen.

Bevor ich zur Schilderung meiner Versuchsreihen übergehe, möchte ich mir noch einige kritische Bemerkungen über das bekannte „Polarisationsphänomen" (Bethe, vgl. Einleitung S. 6ff.) und dessen Deutung durch Wasmann (112) und Forel (62, 65) erlauben, da eine genauere Kenntnis dieser theoretischen Anschauungen und eine kritische Erörterung derselben für das Verständnis der folgenden Versuchsanordnungen unerläßlich ist.

Die mnemischen Grundlagen einer reinen Fährtenorientierung sind — wie wir gesehen haben — an sich äußerst einfache — so einfache, daß Bethe sich füglich fragen durfte, ob man es da nicht mit einem bloßen „Chemoreflex" zu tun habe: Es handelt sich um einen einphasigen (globalen) topochemischen Komplex, welcher auf den in Frage kommenden Sinnesflächen (den Antennen) beiderseits in diffuser bzw. symmetrischer Weise lokalisiert wird und daher (bei der Rückkehr) eine sinnliche Reversion nicht zuläßt. Infolgedessen ist eine Orientierung auf Geruchsfährten hinsichtlich ihrer relativen Richtung im Prinzip zweideutig determiniert.

Mit diesem Gesetze steht nun die Bethesche Polarisationserscheinung in scheinbar unlöslichem Widerspruch: Ein 10 cm langes Teilstück einer Fährte wird um 180° gedreht. Die Ameisen stutzen an beiden Grenzen, als ob die Spur unterbrochen wäre; folglich sind sie imstande, die beiden Richtungen an den Geruchseigenschaften der Spur selbst (und nicht etwa aus akzessorischen Faktoren, die sich ja alle gleichgeblieben sind) anscheinend unmittelbar zu erkennen! Dagegen kann man nach Bethe drei

aufeinanderfolgende Teilstücke der Fährte ruhig miteinander vertauschen: Es erfolgt keine Verkehrsstörung, solange man die Teilstücke nicht dreht.

Die Erklärung dieses Phänomens durch Wasmann (vgl. S. 7) gipfelt in zwei verschiedenen Annahmen: 1. Nach der Drehung des Teilstückes sei die Richtung der Spuren nicht mehr in Übereinstimmung mit dem anderweitigen Geruche derselben, indem die »Hinspur« wahrscheinlich einen besonderen Nestgeruch, die »Rückspur« dagegen mehr einen Blattlausgeruch an sich habe. »Es fand also jetzt ein plötzlicher Geruchswechsel der Fährten statt, der vorher nicht bestanden hatte.« Daß diese Annahme für sich allein zur Erklärung des Polarisationsphänomens noch keineswegs genügt, erkennt aber Wasmann sofort, indem er sich die betreffenden Einwände gleich selbst macht. Sie lauten: a) Ein solcher Geruchsunterschied zwischen Hin- und Rückspur könnte offenbar nur dann eine eindeutige Richtungsangabe vermitteln, wenn die

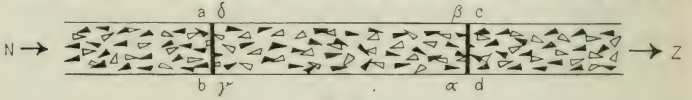


Fig. 5.

Schema zur Veranschaulichung der »Fußspurentheorie« von Wasmann: Das Mittelstück der Fährte NZ: $\alpha\,\beta\,\gamma\,\delta$ ist um 180° gedreht. Weiße Keile: Die mit Nestgeruch behafteten »Hinspuren«; schwarze Keile: Die nach Futter duftenden »Rückspuren«. — Die bei a b, bzw. c d vor dem Drehstück ankommenden Ameisen treffen dort plötzlich verkehrt stehende »Geruchsformen« (Hin- und Rückspurformen) an.

beiden Spuren säuberlich getrennt nebeneinander herlaufen würden. Dann wäre aber wieder nicht einzusehen, weshalb die Ameisen die beiden auf dem Drehstück vertauschten Spuren, die so nahe nebeneinander herlaufen, nicht einfach kreuzweise wechseln und so ihren Weg fortsetzen. b) Nun besteht aber eine solche scharfe räumliche Trennung der beiden Spuren in Wirklichkeit gar nicht, sondern dieselben überlagern und überkreuzen sich in wirrem Durcheinander. Es muß also zu dem verschiedenen Geruche der Hin- und Rückspur offenbar noch etwas zweites hinzukommen, damit eine eindeutige Richtungsangabe entsteht — und dieses zweite ist

2. die verschiedene Geruchsform der hin- und der rücklaufenden Spuren, indem »die Stellung der Füße in beiden Fällen eine entgegengesetzte ist«.

Versuchen wir, diesen Gedankengang Wasmanns schematisch darzustellen, so würde sich also eine solche Ameisenspur — vor,

nach und auf dem um 180° gedrehten Teilstück der Fährte — etwa folgendermaßen ausnehmen (Fig. 5, S. 70) — wobei die weißen Keile die mit »Nestgeruch« behafteten Hinspuren, die schwarzen die nach Futter duftenden Rückspuren bedeuten sollen. Wie man sieht, wären die beiden Richtungen einer Fährte durch eine derartige Verbindung eines besonderen Geruches mit einer besonderen räumlichen Anordnung dieses Geruches allerdings eindeutig bestimmt, und zwar unmittelbar, d. h. an jedem beliebigen Punkte der Fährte — also z. B. auch für eine zufällig vom Wege abgeirrte Ameise, die später an einer anderen Stelle wieder auf die Spur zurückgelangt.

So geistreich und auf den ersten Blick befriedigend diese Hypothese Wasmanns anmutet, so erheben sich bei näherer Prüfung doch eine Reihe schwerer Bedenken gegen dieselbe. Vor allem muß die Vorstellung, daß die Ameisen die verschiedenen Geruchsformen ihrer Fußspuren auf vielbegangenen Fährten unmittelbar zu unterscheiden vermögen, denn doch zum mindesten als eine gewagte bezeichnet werden: Man denke — die topochemische Anordnung einer von den sechs winzigen Tarsen einer Ameise erzeugten »Fußspur«! Ja, wenn es nur eine wäre; — aber auf einer schmalen Fährte, die tagaus-tagein von Tausenden von Individuen in beiden Richtungen begangen wird, müßten sich doch diese Tausende von sechsläufigen Einzelspuren in der diffusesten Weise gegenseitig überlagern und durchkreuzen und allmählich ein Gewirr erzeugen, daß selbst für den außerordentlich leistungsfähigen Fühlersinn einer Ameise doch kaum zu entwirren sein dürfte. Und doch soll das Polarisationsphänomen nach Bethe gerade auf alten, vielbegangenen Fährten am ausgesprochensten sein[1]). Aber selbst wenn wir einmal noch von dieser Schwierigkeit absehen und annehmen, daß die Differenzierung topochemischer Formen den Ameisen wirklich bis zu diesem Grade von Feinheit möglich sei, so müßte die exakte sinnliche Reversion einer solchen sechsfüßigen Spur doch eine äußerst schwierige, ja unmögliche Aufgabe sein. Läßt man nämlich Ameisen auf berußtem Papier wandern, so konstatiert man folgendes (Fig. 6, S. 74): Die Spur besteht aus einer relativ kräftigen, ein- oder mehrgeleisigen Mittellinie (welche offenbar durch die Analborsten der nachschlei-

[1]) Wenigstens sucht Bethe das Nichtauftreten der Erscheinung in den Experimenten Lubbocks (vgl. S. 4) dadurch zu erklären, daß dieser Forscher offenbar stets auf jungen, schwach frequentierten Spuren und mit Kolonien von kleiner Individuenzahl operiert habe.

fenden Hinterleibsspitze erzeugt wird und in unregelmäßigen Abständen unterbrochen ist) und den seitlichen Abdrücken der 2—3 letzten Tarsenglieder der Füße: An diesen kann man nun mit der Lupe in der Tat manchmal ganz deutlich, sowohl die einzelnen Segmente als auch die Krallen (wenigstens die innere) unterscheiden; — allein das bildet doch die Ausnahme; — im ganzen sind diese Seitenspuren von einer geradezu auffallenden Unregelmäßigkeit, und namentlich trifft man jederseits sowohl Abdrücke, deren krallentragende Verbreiterung schräg nach vorn außen, als auch solche, bei denen sie nach hinten außen gerichtet ist — dazwischen wieder eine undefinierbare und scheinbar ganz ungeordnete Ansammlung von Punkten, Strichen verschiedener Länge und Gestalt — ja, es hat den Anschein, als ob streckenweise ein Fuß längere Zeit auf dem Boden geschleift wurde wie beim Bostontanzen. Man kehre nun die nebenstehende Figur um, und man wird zugeben müssen, daß das Gesamtbild in bezug auf die sinnliche Lokalisation der Einzelzeichen so ziemlich dasselbe geblieben ist! Man kann sich nun denken, welch ein Gewirr durch die sich überkreuzenden und überlagernden Spuren von einigen hundert Ameisen entstehen würde, wenn schon das Bild einer einzelnen Gehspur so komplizierte Formen aufweist!

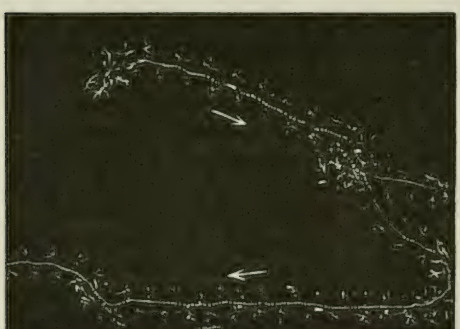


Fig. 6. Gehspur von L. fuliginosus.

Ein dritter Einwand erwächst der Wasmannschen Deutung des Polarisationsphänomens aus einer neueren Entdeckung Santschis (95): Diesem Autor ist nämlich durch sorgfältige Beobachtung mit der Lupe bei mehreren Ameisengattungen (*Tapinoma, Camponotus* u. a.) der hübsche Nachweis gelungen, daß die Spur von den Ameisen direkt aktiv, nämlich durch automatisches, in kurzen Intervallen erfolgendes Betupfen des Bodens mit dem Sekrete ihrer Analdrüsen markiert wird — m. a. W.: daß sie höchstwahrscheinlich gar keine »Fußspur« in unserem Sinne darstellt. Die

kräftige Mittelspur — auf Fig. 6 — (hinter deren Ausprägung die eigentlichen seitlichen »Fußspuren« bei weitem zurückstehen) scheint mir mit dieser Annahme recht gut übereinzustimmen.

Und endlich wäre gegen Wasmann noch einzuwenden, daß, wenn wirklich die Geruchsdifferenz der Hin- und Rückspur auf einem Anhaften von Duftstoffen der betreffenden Ziele (also des Nestes und des Futters) beruht (eine Annahme, die an sich viel Wahrscheinlichkeit hat) — daß dann die Intensität dieses Spezialgeruches mit zunehmender Entfernung vom Entstehungsorte offenbar zusehends abnehmen und schließlich — auf lang ausgedehnten Spuren — gleich Null werden müßte, weil jedes Tier mit zunehmender Entfernung immer weniger von diesen Stoffteilchen auf der Spur deponiert. Im weiteren wäre es aber unter gewissen Umständen auch denkbar, daß ein bestimmter Duftstoff (des Zieles) sich gleichmäßig und in viel größerer Intensität als der Nestgeruch auf der ganzen Länge der Spur niederschlagen und so den verhältnismäßig schwachen Nestgeruch — zumal in größerer Entfernung vom Neste — vollständig übertäuben würde. — Alle diese Schwierigkeiten hat Wasmann bei seinem geistvollen Erklärungsversuch nicht berücksichtigt; — trotzdem steckt, wie wir sehen werden, in seiner Idee einer verschiedenen Geruchsnuance der Hin- und Rückspuren (eine Idee, die ja im Grunde auch diejenige Bethes ist) ein sehr brauchbarer Kern — freilich in einem wesentlich anderen Sinne, als diese Autoren vermutet hatten.

Und nun zur Theorie von Forel. Im Gegensatze zu Wasmann verlegt Forel bei der Erklärung des Polarisationsphänomens das Schwergewicht nicht auf die Annahme einer unmittelbaren Erkennung der Spurrichtung aus den topochemischen Eigenschaften der Spur selbst, sondern auf die assoziierten topochemischen **Engramme,** die eine Ameise — bei häufigem Begehen einer Fährte — von dem unmittelbar benachbarten Raume **neben** der Spur, also links und rechts von derselben, allmählich gewinnen soll. Die Richtungsbestimmung bei der Fährtenorientierung würde demnach — mutatis mutandis — mnemisch in ganz analoger Weise zustande kommen, wie etwa bei einem Menschen, der sich auf einer bekannten Straße nach seinen sukzessive geordneten visuellen Erinnerungsbildern orientiert.

Es ist ohne weiteres zuzugeben, daß diese Theorie nicht nur logisch unanfechtbar ist, sondern auch unter allen bisher vorgebrachten Erklärungsversuchen den Tatsachen weitaus am besten

gerecht wird. Dennoch müssen in praxi — für viele Fälle — auch gegen die Allgemeingültigkeit dieser Lehre doch gewisse Bedenken — oder besser Einschränkungen — geltend gemacht werden, Einschränkungen, die übrigens Forel selbst keineswegs verkannt hat und die hauptsächlich in dem immerhin doch sehr beschränkten sinnlichen Assoziations- und Engraphievermögen des winzig kleinen Ameisengehirns begründet sind. Da nämlich einerseits der unmittelbare Wirkungskreis des Kontaktgeruchsinnes naturgemäß ein äußerst beschränkter ist und nicht weit über einen Zentimeter reichen dürfte, und wenn andererseits — wie Bethe behauptet — das Polarisationsphänomen anscheinend unmittelbar an jedem beliebigen Punkt einer Fährte zu erzeugen ist[1]), so müßte man folgerichtig annehmen, daß jede Ameise von der gesamten Wegstrecke einer ausgedehnten Fährte eine ganz ungeheuer große Zahl von topochemischen (und in ganz bestimmter Reihenfolge assoziierten) links und rechts lokalisierten Einzelengrammen besitzt (denn nur so wäre dieses angeblich unmittelbare Auftreten der Erscheinung an jedem beliebigen Punkte der Fährte erklärbar); eine solche Annahme würde aber ein topochemisches Gedächtnis zur Voraussetzung haben, welches selbst das visuelle Gedächtnis des Menschen an Umfang weit übersteigt, und diese Schwierigkeiten steigern sich noch, wenn wir die unter vereinfachten künstlichen Bedingungen vorgenommenen Experimente in Betracht ziehen, z. B. diejenigen von Bethe, der seine Ameisen über berußtes Glanzpapier laufen ließ: Wie unter solchen Umständen überhaupt noch eine Differenzierung irgendwelcher topochemischer Einzelheiten — geschweige denn eine in strenger Sukzession geordnete Engraphie derselben, zustande kommen soll, ist in der Tat ganz unverständlich. Wir müssen also mit Bezug auf diesen Punkt den Einwendungen Claparèdes (17) im Prinzip beistimmen.

Meines Erachtens geht nun aber diese immer wieder behauptete Fähigkeit der Ameisen, die beiden Richtungen ihrer Fährte an jedem Punkte sofort und unmittelbar aus der Beschaffenheit der Spur selbst zu erkennen, aus Bethes Versuchen in Wirklichkeit gar nicht hervor. Überlegen wir uns einmal genau: Was tat denn eigentlich Bethe? Er drehte ein 16 cm langes Teilstück einer Fährte um 180° und beobachtete eine Störung des Verkehrs. Damit hat er aber doch, streng genommen, erst so viel bewiesen, daß die

[1]) Wir werden allerdings später sehen, daß das nur in sehr bedingter Weise zutrifft!

Beschaffenheit der Spur an einem 16 cm entfernten Ort eine andere sein muß, nicht aber, daß sie es von Millimeter zu Millimeter ist! Diesen letzteren Schluß, mit dessen Richtigkeit seine ganze Polarisationshypothese eigentlich steht und fällt, hat Bethe vielmehr ganz willkürlich mit Hilfe einer durch nichts berechtigten logischen Verschiebung und Verallgemeinerung aus den von ihm beobachteten Tatsachen gezogen. Nur dann, wenn sich erweisen sollte, daß eine vom Neste oder vom Wege aufgenommene und durch Drehungen usw. komplett desorientierte Ameise nach Rückversetzung auf die Spur stets in allen Fällen sofort und ohne jedes Zögern die Richtung zum Neste bzw. die früher innegehabte Richtung wieder aufnimmt, nur dann wäre meines Erachtens die tatsächliche Existenz eines »Polarisationsphänomens« einwandfrei bewiesen: Dieses Experimentum crucis hat aber weder Bethe noch irgend jemand vor oder nach ihm unter einwandfreien Versuchsbedingungen, d. h. unter Ausschluß aller übrigen Orientierungsmöglichkeiten — in erster Linie der Lichtorientierung — ausgeführt. Den berühmten Pratensisversuch von Forel (60) kann ich eben deshalb nicht als stichhaltig anerkennen, weil er im Freien gemacht wurde und somit die Lichtorientierung — die ja, wie Santschi gezeigt hat, selbst auf Heerstraßen noch die ausschlaggebende Rolle bei der Bestimmung der relativen Richtung spielt — nicht ausgeschaltet war. Es dürfte aber mit Hilfe unserer Methode der bipolaren Beleuchtung ein Leichtes sein, diese exakten Versuchsbedingungen herzustellen. Würde auch dann das Experiment stets, in allen Fällen unmittelbar positiv ausfallen, so wäre die Existenz einer »Polarisation« — natürlich einer topochemischen im Sinne von Wasmanns Fußspurentheorie — allerdings erwiesen und müßte Forels Lehre aufgegeben werden. Denn es ist klar, daß, wenn wirklich die Richtungsanzeige durch eine Sukzession differenter topochemischer Engramme vermittelt wird, diese Richtungsgewißheit bei einer nach unserer oben vorgeschlagenen Versuchsanordnung behandelten Ameise offenbar nicht vom Fleck weg resultieren könnte, sondern daß das Tier den Gang dieser Sukzession erst durch kurzes Hin- und Herwandern in beiden Richtungen der Spur ermitteln müßte, bevor es sich für die eine oder andere Richtung entscheiden könnte. Eine weitere Konsequenz der Forelschen Hypothese wäre endlich die, daß eine Ameise, welche die betreffende Spur noch nie begangen hat, über die einzuschlagende Richtung vollständig im Ungewissen

sein müßte, da sie ja keine Engramme von dieser Fährte besitzt: »Mnemischer Versuch«. Auch diese Frage wird durch geeignete Versuchsanordnungen unschwer zu lösen sein.

So viel zur Klärung der Fragestellung. Man sieht aus diesen Ausführungen, wie verwickelt selbst das auf den ersten Blick so einfach erscheinende Problem der Fährtenorientierung in Wirklichkeit ist und wie weit wir eigentlich noch von einer endgültigen Lösung desselben entfernt sind: Im Gegenteil, die ganze Frage scheint einer gründlichen, experimentellen Revision heute mehr denn je zu bedürfen. Dieser Aufgabe wollen wir uns im Folgenden unterziehen.

2. Experimentelles.

I. Versuchsreihe: Vorversuche im Freien, um den Einfluß koordinierter Nebenfaktoren bei der Fährtenorientierung zu ermitteln.

Nr. 1. Santschis Spiegelexperiment auf Geruchsfährten (Fig. 7).

26. August 1913. Im Garten. *Lasius fuliginosus*. Eine stark frequentierte Fährte verbindet verschiedene im Wurzelwerk von Haselsträuchern angelegte provisorische Nester mit dem neugegründeten Hauptnest; die Ameisen sind beschäftigt, ihre Brut von dem Platze P, wo ich sie am 24. August ausgeschüttet hatte, teils in die provisorischen Nester, teils von diesen ins Hauptnest überzusiedeln.

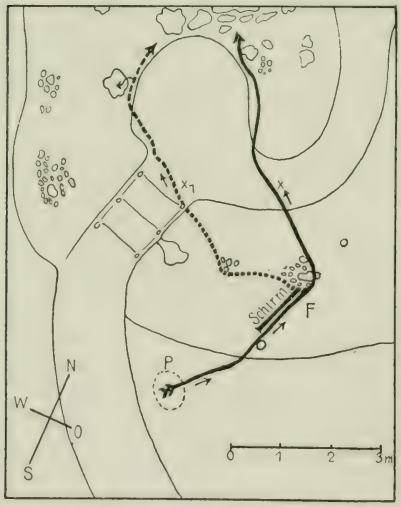


Fig. 7.

Ich wähle für die Versuche eine etwa 1 m lange Strecke der Fährte, die auf dem nackten Erdboden teils in der Sonne, teils im Schatten in nördlicher Richtung leicht bergan steigt (Fig. 7, F.)

2—3^{h} p. m. a) Ich beschatte die Fährte mit einem senkrecht aufgestellten Brett: Schon jetzt stutzen viele Ameisen einen Moment, wenn sie in die Schattenzone kommen, doch gibt es keine Verkehrsstörung.

b) Ich projiziere die Sonne vermittelst eines großen Spiegels auf die entgegengesetzte Seite, nach Osten, derart, daß der vom Brett beschattete Teil der Fährte jetzt vom Spiegelbild der Sonne beschienen wird.

Resultat: Die nicht oder nur mit kleinen Larven beladenen Ameisen stutzen zwar meist, sobald sie in den Wirkungsbereich des Spiegels gelangen, aber nur wenige kehren um. Immerhin bildet sich auf beiden Seiten allmählich ein kleiner Auflauf von Ameisen, die unruhig am Boden hin- und hersuchen. Dagegen stutzen sämtliche mit Puppen (oder großen Larven) beladene Ameisen 5—10 cm nach Eintritt in die Spiegelzone und kehren um und marschieren so lange in der falschen Richtung, als ich den Spiegel wirken lasse, — in einigen Fällen bis zum Zweigneste zurück, von dem sie hergekommen waren.

c) Ich entferne rasch Brett und Spiegel: Sogleich kehren alle falschgehenden Puppenträger um und marschieren wieder richtig. — Ich schalte Brett und Spiegel wieder ein: die nämlichen Puppenträger kehren abermals um und wandern wieder in falscher Richtung! — Ich wiederhole den Versuch mit denselben Ameisen noch zweimal mit genau dem gleichen Erfolg: erst beim zweiten Male entschließen sich endlich zwei der (zum drittenmal in dieser Weise gefoppten) Puppenträger, ihren Weg trotz der falschen Sonne in der richtigen Richtung zu verfolgen.

d) Ich wiederhole den Versuch an anderen Stellen der gleichen Fährte und auf anderen Fährten derselben Kolonie. Der Erfolg ist stets der gleiche: sobald die falsche Sonne erscheint, stutzen die im freien Gebrauche ihrer Fühler offenbar stark behinderten Puppenträger und kehren ausnahmslos um, während die leergehenden Ameisen zwar auch stutzen, aber dann ihren Weg doch meist in der bisherigen Richtung fortsetzen — allerdings zögernd, in verlangsamtem Tempo.

e) Dagegen tritt dieser Erfolg entweder gar nicht oder nur vorübergehend ein, wenn die falsche Projektion der Sonne nur in einem Winkel von 90° (statt 180°) geschieht. —

Der Spiegelversuch von Santschi ist somit selbst auf alten, stark begangenen Geruchsfährten von *L. fuliginosus* teilweise deutlich positiv —, ein Beweis, daß die Orientierung nach der Lichtquelle auch hier — als Hilfsmittel namentlich zur Bestimmung der relativen Richtungen — noch eine sehr wesentliche Rolle spielt.

Nr. 2. Transportexperimente auf Geruchsfährten (Fig. 7, S. 76).

L. fuliginosus, gleiche Kolonie. Es gehen von den provisorischen Nestern zahlreiche Fährten nach verschiedenen Richtungen ab, aber nur auf der im vorhergehenden Versuche genannten wird Brut getragen. Eine zweite Hauptfährte westlich von jener verläuft in annähernd gleicher Richtung (W-N-W) und überschreitet denselben Kiesweg wie die erstere; sie führt zu einem Lärchenstamm, auf welchem die *Lasius* ihrer Nahrung nachgehen, ist somit eine »Futterfährte«.

a) Die Vor- und Rückversetzung puppentragender Ameisen auf der Brutfährte ergibt ein negatives Resultat: die Tiere wandern sofort in der früheren Richtung weiter.

b) Ich versetze Puppenträger, die den Kiesweg zu überschreiten im Begriffe sind, von Punkt X auf Punkt X_1 der Kieswegstrecke der Futterfährte.

Resultat: Die Tiere wandern auf der Futterfährte beständig hin und her und sind noch nach einer halben Stunde so ziemlich am selben Fleck zu finden.

Da die beiden Fährten annähernd in derselben Richtung verliefen, und da kaum anzunehmen ist, daß die *Lasius* von den einzelnen Kieselsteinen der Brutfährte differente topochemische Engramme besaßen, so ist mit großer Wahrscheinlichkeit zu vermuten, daß es die Abwesenheit des Brutgeruches war, was die Puppenträger auf der Futterfährte desorientierte.

Nr. 3. Der Fingerversuch auf topisch kanalisierter Fährte. *Lasius emarginatus.*

16. August, 2^h p. m. Im Sonnenschein.

Auf dem vorspringenden Sims eines besonnten Mauerpfeilers wandern zahlreiche *L. emarginatus* in beiden Richtungen; die Fährte verläuft teils horizontal dicht neben der Mauer, teils senkrecht an dieser selbst und biegt, dem Kontur des Pfeilers folgend, rechtwinklig in den Schatten um.

a) Ich lege den Finger quer über die Fährte: Die Ameisen stauen sich zu beiden Seiten und umgehen schließlich das Hindernis, indem sie auf die Wand ausbiegen.

b) Ich kratze die Oberfläche des Sandsteins (sowohl an der Wand als auf dem Sims) auf einer 10 cm langen Strecke der Fährte mit dem Taschenmesser ab.

Resultat: Nur wenige Ameisen zögern einen Moment an der Unterbrechungsstelle, die meisten überschreiten

die Zone ohne auch nur zu stutzen (wiewohl etwas schlängelnd), keine einzige kehrt um.

Der Bonnetsche Versuch, der ja bekanntlich gerade auf Geruchsfährten von Lasius so typisch zu sein pflegt, hat somit in diesem Falle vollständig versagt. Der Grund dieses Versagens ist unschwer zu erraten: Die Ameisen hatten in diesem Falle außer der Geruchsindikation des Weges noch eine einseitige topische Führungslinie (die Mauerkante), welche ihren Lauf — im Verein mit der optischen Indikation — eindeutig kanalisierte; infolgedessen vernachlässigten sie bei der Traversierung dieses Mauersimses die Geruchsindikation des Weges gewohnheitsmäßig nahezu vollständig.

II. Versuchsreihe: Über die Wiederherstellung unterbrochener Fährten und über die Flüchtigkeit von Geruchsspuren.

Allgemeine Versuchsanordnung: Die Versuche dieser Serie wurden bis auf Nr. 5e, f in einem einfenstrigen Zimmer ausgeführt, so daß dabei eine allfällige Mitwirkung koordinierter Nebenfaktoren — vor allem der Lichtorientierung — nicht ausgeschlossen war. — Eine Kolonie von *Lasius niger* ist in einem Lubbockneste etabliert (Fig. 8). Das Hauptnest (N) ist durch ein System kommunizierender Glasröhren mit einem Vorneste (V) verbunden, derart, daß immer eine engere Röhre mit ihren entgegengesetzten Enden in je eine weitere Röhre eingeschoben ist. Vom Vornest geht ein gerades Röhrensystem zum Honig (H), welcher am blinden Ende an einem Wattepfropf in die Röhre hineingeschoben wird. Das Kreuz bezeichnet die Lage des Fensters. — Der Vorteil dieser Versuchsanordnung besteht darin, daß man beliebig lange Teilstücke der Fährten aus- und einschalten, miteinander vertauschen oder durch Zusammenschieben zweier benachbarter innerer Röhren die Fährte verkürzen bzw. durch Auseinanderschieben verlängern (und unterbrechen) kann.

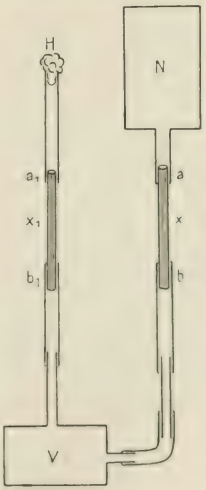


Fig. 8.

Nr. 4. Wiederherstellung des Verkehrs nach Unterbrechung der Fährte.

23. September, 9^h 45′ a. m. Auf der Strecke Hauptnest—Vornest wird die 8 cm lange (innere) Röhre x durch eine gleichlange neue ersetzt.

Die Reaktionen der auf beiden Seiten an der Unterbrechungsstelle ankommenden Ameisen wurden wie folgt notiert:

A. Vom Vornest zum Hauptnest gehende Ameisen:

Es kehren sofort um	Es stutzen und kehren um[1])	Es stutzen und gehen zögernd durch	Es gehen ohne zu stutzen durch
Nr. 1—2		Nr. 3—4	
	Nr. 5—6	7—9	
	10		
11		12—14	
	15	16—17	
	18	19—22	
	23	24—25	
	26	27	
	28	29—32	
	33—34	35—40	
	41—43	44—49	
	50—51	52—55	
	56		
57		58—59	
	60	61—63	
64		65—67	**Nr. 68**
	69		
70		71—74	75—76
		77	78 **(um 10^h 25′)**
			Von da an alle
Total 78: 6	18	51	4

B. Vom Hauptnest zum Vornest gehende Ameisen:

Es kehren sofort um	Es stutzen und kehren um[1])	Es stutzen und gehen zögernd durch	Es gehen ohne zu stutzen durch
Nr. 1—5		Nr. 6—7	
8		9—10	
	Nr. 11	12—13	
14		15—16	
	17		
18—20	21	22—42	
	43	44—55	
	56	57—58	**Nr. 59**
		60—64	65 **(um 10^h 30′)**
			Von da an alle
Total 65: 10	5	48	2

[1]) Darunter auch solche, die eine Strecke weit vorsichtig vorrücken und schließlich umkehren.

Den von Santschi bei *Tapinoma* u. a. gesehenen Modus der Markierung der Spur mit dem Sekrete der Analdrüsen konnte ich in diesem Falle trotz sorgfältiger Beobachtung mit der Lupe nicht konstatieren — womit aber natürlich nicht gesagt sein soll, daß dieser Modus bei *Lasius* nicht vorkommt.

Hingegen zeigt diese Beobachtung, daß zur gänzlichen Wiederherstellung einer alten, auf längere Strecken unterbrochenen Geruchsfährte die Passage einer relativ bedeutenden Zahl von Ameisen notwendig ist, daß aber andererseits die Reaktionsweise der einzelnen Tiere auf solche Unterbrechungen der Spur ganz enormen individuellen Schwankungen unterliegt: Stutzten doch vereinzelte Ameisen und kehrten sogar um noch zu einer Zeit, wo die große Mehrzahl kaum mehr einen Unterschied zu bemerken schien, und umgekehrt wurde die unterbrochene Strecke schon ganz am Anfang des Versuches von einer ganzen Reihe von Ameisen, fast ohne Zögern, in beiden Richtungen passiert. Die Tatsache, daß zur völligen Wiederherstellung des Rückweges die Passage von 78 Ameisen, für die des Hinweges dagegen nur 65 Tiere erforderlich waren, darf nicht etwa zugunsten der Polarisationshypothese im Sinne einer polaren Ungleichwertigkeit von Hin- und Rückspur gedeutet werden: Da nämlich die Fährte für beide Richtungen ungefähr zur selben Zeit wieder hergestellt schien, so dürfte dieser Zahlenunterschied vielmehr einfach darauf beruhen, daß die Frequenz der Fährte in den beiden Richtungen eine ungleiche war. Daß die negativen Reaktionen bei den heimkehrenden Ameisen etwas früher aufhörten als bei den ausgehenden, hängt wohl damit zusammen, daß gegen Schluß des Versuches unter den Heimkehrenden schon viele waren, die die verdächtige Strecke schon einmal beim Hinweg passiert hatten, so daß dieselbe ihre Schrecken für diese Individuen gleichsam verloren hatte.

Nr. 5. Über die Flüchtigkeit der Geruchsspuren.

a) 23. September 2^h p. m.

Ein 8 cm langes Schaltstück a der Strecke Hauptnest—Vornest wird ausgeschaltet und durch eine andere Röhre b ersetzt. Die ausgeschaltete Röhre a wird eine Stunde lang der frischen Luft ausgesetzt.

3^h p. m. Wiedereinschaltung der Röhre a.

Resultat: Keine Verkehrsstörung; nur während einer Minute ganz leichtes Stutzen bei einigen Ameisen.

b) Ich blase die Röhre b mit dem Munde aus und schalte sie wieder ein.

Resultat: Minimales Stutzen sämtlicher Ameisen in den ersten zwei Minuten.

c) (Kontrollversuch) Ich spüle die Röhre a mit Wasser aus, trockne das Lumen mit Wattetampon und schalte sie wieder ein.

Resultat: Sehr starke und langdauernde Verkehrsstörung.

d) 7^h 05′ p. m. (Nach 4 Stunden) Wiedereinschaltung der Röhre b (in gleicher Orientierung).

Resultat: Deutliche, aber nur 5 Minuten dauernde Verkehrsstörung.

e) 7^h 15′ p. m. Zwei innere Röhren der Strecke werden zusammengeschoben, und so die äußere Röhre auf einer Länge von 8 cm ausgeschaltet. — Keine Verkehrsstörung.

11^h 15′. Nach 4 Stunden werden die inneren Röhren wieder auseinandergezogen, so daß die äußere Röhre wieder eingeschaltet ist.

Resultat: Geringe, kaum 2 Minuten dauernde Verkehrsstörung.

f) *L. fuliginosus*, ähnliche Versuchsanordnung. 14. Dezember. Ein 8 cm langes Verbindungsstück wird ausgeschaltet, 1 Minute in kaltem Wasser ausgeschwenkt und an der Luft vollständig getrocknet. Beim Riechen an der Röhre nehme ich deutlichen *fuliginosus*-Geruch wahr! Ich schalte die Röhre wieder ein.

Resultat: Deutliche Verkehrsstörung während 6 Minuten. Die Reaktionen der 12 ersten in den beiden Richtungen wandernden Ameisen waren:

Vom Honig zum Nest wandernde Ameisen:		Vom Nest zum Honig wandernde Ameisen:
—	Es kehren um	1 (Nr. 1)
1 (6)	Es betreten die Röhre und kehren um	3 (3, 4, 8)
10	Es gehend zögernd durch	6 (2, 5, 6, 7, 9, 11)
1 (7)	Es gehen ohne Zögern durch	2 (10, 12)

g) *L. fuliginosus*. Dunkelzelt — Bipolare Beleuchtung — Nest — Honig. Die Ameisen wandern über eine 95 cm lange, 2 cm breite Papierbrücke; die Fährte ist sehr lebhaft frequentiert (Fig. 9, S. 84).

12. November 3^h p. m. 9 cm vom Nesteingang beginnend, wird ein 12 cm langer, 2 cm breiter Papierstreifen auf die Brücke gelegt. 11^h p. m. Der Verkehr hat sich seit 7 Stunden über den Papierstreifen wiederhergestellt. — Der Streifen wird weggenommen, so daß die alte Brückenspur wieder freiliegt.

Resultat: Keine Verkehrsstörung! Nur wenige Ameisen stutzen einen Augenblick.

h) 14. November 7^h 15′ p. m. Ein 7 cm langer Papierstreifen wird auf das Honigende der Fährte gelegt. Dann werden während 26 Stunden fortgesetzt Larven an das Ende der Fährte gebracht, so daß die Ameisen während dieser Zeit kolossale Mengen von Larven über die Fährte ins Nest eintragen.

15. November 9^h 30′ p. m. Der Papierstreifen wird um 180^0 gedreht und umgekehrt, mit der Unterseite nach oben, aufs Nestende der Fährte gelegt.

Resultat: Die meisten Ameisen stutzen stark, aber keine einzige kehrt um; die meisten überschreiten den Streifen ohne weiteres, wiewohl etwas schlängelnd.

i) (Kontrollversuch) Der Streifen wird durch einen neuen von 3 cm Länge ersetzt.

Resultat: Sehr starke und langdauernde Verkehrsstörung. Auch im Bereiche der Endstrecke der Fährte, wo der Streifen früher lag, zeigte sich deutliche Verkehrsstörung.

Zusammenfassung:

1. Der Spurgeruch haftet einer spärlich begangenen Ameisenspur *(L. niger)* nach einer Stunde noch mit fast unveränderter Intensität an; er ist noch kräftig vorhanden nach vier Stunden. Auf einer stark frequentierten Spur *(L. fuliginosus)* ist der Geruch nach acht Stunden in unverminderter Stärke erhalten. (Nr. 5, g.)
2. Der Spurgeruch läßt sich von der Fährte durch Blasen (= heftiger Wind!) kaum entfernen. Auch durch Auswaschen in Wasser (Regen!) wird er nicht vollständig entfernt, wohl aber durch Waschen und nachfolgendes mechanisches Abreiben.
3. Gegenstände, welche längere Zeit auf einer stark begangenen Ameisenfährte liegen, nehmen auf ihrer Unterseite allmählich den Geruch der Spur an, indem sich die evaporierenden Duftteilchen daselbst niederschlagen. Dabei verliert die darunterliegende Fährte allmählich ihren Spurgeruch. (Nr. 5, h.)

III. Versuchsreihe: Analyse des Polarisationsphänomens.

Die Fragen, die wir uns in bezug auf das vielumstrittene Polarisationsproblem im einzelnen vorlegen müssen und an deren möglichst exakte Beantwortung wir nunmehr an Hand der folgenden Versuche herangehen wollen, lauten, kurz zusammengefaßt:

1. Besitzen Ameisen die Fähigkeit, die beiden Richtungen ihrer Geruchsfährte aus der Beschaffenheit der Fährte selbst zu erkennen? (Diese Vorfrage ist durch Bethes Experimente bereits in positivem Sinne entschieden worden.)

2. Erfolgt die Erkennung der einzuschlagenden Richtung unmittelbar an Ort und Stelle, an jedem beliebigen Punkte in der Kontinuität der Fährte oder erst nach einigem Umhersuchen in beiden Richtungen?

3. Ist die Richtungsunterscheidung nur solchen Individuen möglich, welche die betreffende Fährte schon ein- oder mehrmals begangen haben, oder auch solchen, bei denen dies nachweislich nie der Fall war? (»mnemischer Versuch«).

4. Besteht die Fähigkeit der Richtungsunterscheidung für jede Strecke in der Kontinuität der Fährte in gleichem Maße oder nimmt

sie streckenweise zu bzw. ab (vielleicht mit zunehmender Entfernung vom Neste)?

5. Ist diese Fähigkeit auf allen (den verschiedensten Zwecken dienenden) Fährten gleichermaßen vorhanden oder existiert sie nur auf gewissen Fährten?

Zur Entscheidung dieser Fragen bediente ich mich der folgenden allgemeinen Versuchsanordnung:

Als Versuchstier wählte ich eine Art, die sich nachweislich fast ausschließlich auf Geruchsfährten bewegt, nämlich *Lasius fuliginosus*. Eine Kolonie dieser Spezies wurde in zwei Abteilungen,

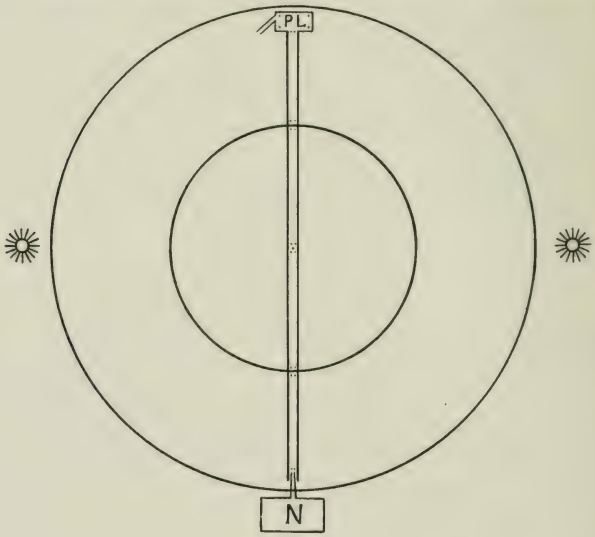


Fig. 9.

A und B, geteilt: Die Abteilung A bekam den größten Teil der Brut (eine enorme Menge kleinerer und größerer Larven) und wurde mit dem natürlichen Nestmaterial in eine Forelsche Gipsarena gesetzt; die Abteilung B (mit wenig Brut und ca. 2000 Arbeitern) wurde in einem Lubbocknest etabliert und mit dem Experimentiertisch (im Dunkelzelt) verbunden. Die Ausgangsröhre des Nestes mündet einige Zentimeter über dem Niveau der (horizontal gestellten) Tischplatte auf den peripheren Anfang einer 2 cm breiten Brücke aus steifem Papier, die geradlinig über den

ganzen Durchmesser des Tisches (genau durch das Zentrum desselben) zu einer am entgegengesetzten Ende befindlichen Plattform (Pl.) führt; diese Plattform steht durch einen Papierstreifen mit der Oberfläche des Tisches in Verbindung — Plattform und Brücke werden durch symmetrisch in gleichen Abständen auf der Tischplatte befestigte Stecknadeln getragen. Das 50 cm lange Mittelstück der Brücke ist — entsprechend der inneren Scheibe des Tisches — für sich drehbar (Fig. 9, S. 84). — Der Vorteil dieser Versuchsanordnung besteht hauptsächlich darin, daß die Ameisen gezwungen werden, eine 95 cm lange, vollkommen geradlinige Spur zu bilden, so daß hier jede Möglichkeit einer Mitwirkung kinaesthetischer Engramme (Registrierung der verschiedenen Wegkrümmungen u. dgl.) bei der Orientierung mit Sicherheit ausgeschlossen werden kann.

Sämtliche Experimente wurden unter bipolarer Beleuchtung vermittelst zweier genau gleichlanger Kerzen ausgeführt, welche bald in der Längsrichtung der Brücke (die eine hinter dem Nest, die andere hinter der Plattform), bald quer zur Brücke an entgegengesetzten Punkten des Durchmessers des Tisches und in gleichen Abständen vom Zentrum desselben aufgestellt wurden.

Eine letzte Orientierungsmöglichkeit, die — bei positiv (d. h. im Sinne des Polarisationsphänomens) ausfallenden Versuchen — noch auszuschließen wäre, ist die Möglichkeit einer »Orientierung an Gefährten«, durch Fühlerschläge. Daß dieselbe besteht, ist ohne weiteres zuzugeben; — allerdings wohl kaum im Sinne eines echten »Mitteilungsvermögens«, etwa so, daß sich die Ameisen im Zweifelsfalle bei Kameraden nach der Richtung des Nestes »erkundigen« würden — denn das Mitteilungsvermögen der Ameisen ist nach Wasmann (112) — (gemäß der Unterscheidung L. Morgans 86) lediglich ein indikatives, nicht aber ein deskriptives. Dagegen wäre es sehr wohl möglich, entweder: a) daß eine Ameise im Zweifelsfalle durch Betastung und Bericchung von Gefährten erkennen könnte, welche vom Futter und welche vom Neste herkommen und dann einfach denen (zum Neste) folgen würde, welche den Kropf mit Honig gefüllt haben; — oder b) daß sie, falls sie einer larventragenden Gefährtin begegnet, dieser einfach in primärer Ausübung des »Nachahmungstriebes« zum Neste folgt. — Ich mußte also von vornherein mit dieser Möglichkeit rechnen und gedachte dieselbe in einfachster Weise dadurch auszuschließen, daß ich gegebenenfalls während der Dauer jedes Einzelversuches (mnemischen Versuches) den Verkehr auf der Fährte stoppte, so daß sich dabei jeweilen nur das auf sein Unterscheidungsvermögen zu prüfende Individuum auf der Brückenspur befinden würde: Da indessen sämtliche Versuche dieser Art schlankweg negativ (d. h. gegen die Möglichkeit einer unmittelbaren Richtungsbestimmung) ausfielen, so durfte ich auf die obige Vorsichtsmaßregel füglich verzichten.

A. Der »mnemische Versuch«.

I. Versetzung von Ameisen aus der Gipsarena A auf die ihnen unbekannte Fährte B.

a) Auf Honigspur. Nr. 6. 9. November 1913.

Auf der Plattform seit 12 Stunden Honig; es besteht somit auf der Brücke eine »Honigfährte«. Bipolare Beleuchtung: Nestplattform[1]).

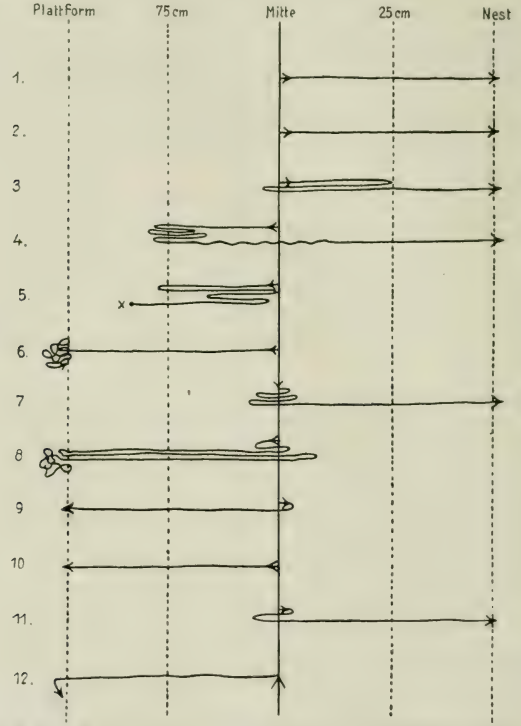


Fig. 10. Mnemischer Versuch Ia. »Unbekannte« Fährte. Honigspur.

[1]) Die Anwendung der bipolaren Beleuchtung ist auch bei diesem Versuche unbedingt notwendig, weil die mit Larven beladenen Ameisen auf der unbekannten Spur, falls dieselbe ihnen keinerlei Indizien über die Richtung zum Neste liefern würde, zweifellos die Tendenz hätten, nach der dunkleren Seite zu wandern und so eine Polarisation der Spur vortäuschen könnten, wo eine solche gar nicht besteht, oder aber — falls eine allenfalls vorhandene Polarisation mit der Lichtindikation im Widerstreit stände, die Wirkung der instinktiven Lichtscheu möglicherweise überwiegen könnte.

Ich versetze nacheinander zwölf mit Larven beladene Ameisen[1]) der Abteilung A auf die Mitte der Brückenfährte B, genau im Zentrum des Tisches.

Die Wege, welche die einzelnen Tiere einschlugen, sind in der obenstehenden Skizze (Fig. 10, S. 86) im Maßstabe von 1 : 10 schematisch (im Verhältnis viel zu breit!) aufgezeichnet. Der Pfeil am Anfange jeder Kurve bedeutet die Richtung, in welcher ich die betreffende Ameise von der Spitze des Bleistiftes, mit dem ich sie abfing, auf die Brücke absteigen ließ.

Die erste Tatsache, die wir aus diesen Ergebnissen entnehmen können ist die, daß Ameisen auf einer »unbekannten« Fährte die beiden Richtungen der Spur nicht unmittelbar, d. h. nicht an Ort und Stelle, zu unterscheiden vermögen, sondern genötigt sind, die Spur zunächst aufs Geratewohl in der einen oder anderen Richtung zu begehen. Diese aufs Geratewohl (zunächst) eingeschlagene Anfangsrichtung hängt offenbar in erster Linie von der Richtung ab, in welcher die Ameisen auf die Fährte abgestiegen sind, indem diese zufällige Richtung fürs erste noch eine Zeitlang stumpfsinnig beibehalten wird.

Zweitens: andererseits ist aber ebensowenig zu verkennen, daß von den anfänglich falschgehenden Ameisen nachträglich eine ganze Anzahl offenbar doch zu merken schienen, daß sie falsch gingen — und zwar schon lange bevor sie das falsche Ende der Fährte erreicht hatten: Sie wurden nach Zurücklegung einer gewissen Strecke plötzlich unsicher und begannen nun wie suchend hin- und herzuwandern, unschlüssig, welche Richtung die zum Neste führende sei: Bei den gleich anfänglich richtiggehenden Ameisen waren diese Schwankungen entweder viel geringer oder kamen überhaupt nicht vor, indem die Tiere ihre Orientierung bis zum Ziele unentwegt beibehielten (Nr. 1, 2). Endlich ist auch der Umstand in diesem Zusammenhange bemerkenswert, daß von den fünf in der Richtung zum Neste abgestiegenen Ameisen nur eine (Nr. 9) sich nachträglich

[1]) Ich experimentierte bei allen Varianten des mnemischen Versuches (mit Ausnahme von Nr. 8.) mit Larventrägern, um eine eindeutige Reaktion zu haben: Eine mit Brut beladene Ameise kann sicher nur das eine Bestreben haben: zum Neste zu gelangen; — das werden selbst Physiologen strengster reflextheoretisch-Bethescher Observanz ohne weiteres zugeben müssen! Dagegen kann man bei einer leergehenden Ameise, falls sie — auf die Brücke gesetzt — in »falscher« Richtung (d. h. nicht nestwärts) wandert, selbstverständlich nie wissen, ob sie dies aus Unvermögen, die beiden Richtungen zu unterscheiden, tat, oder weil sie durch den Honiggeruch der Fährte nach der Honigseite zu gehen veranlaßt wurde.

noch verirrte, wogegen von den sieben in falscher Richtung abgestiegenen Tieren überhaupt nur zwei (Nr. 4 und 6) ihre Larve wohlbehalten ins Nest brachten.

Wir können aus diesen Resultaten den vorläufigen Schluß ziehen, daß Ameisen auf einer ihnen unbekannten Fährte die beiden Richtungen jedenfalls nicht unmittelbar, d. h. vom Fleck weg, zu unterscheiden vermögen, daß aber doch (in vielen Fällen) eine gewisse Richtungsindikation im Laufe einer Verfolgung der Kontinuität der Fährte zu entstehen scheint.

b) Auf Larvenspur.

Nr. 7. 9. November nachmittags. Die *Fuliginosus* sind seit 3 Stunden mit Abholen von Larven von der Plattform beschäftigt.

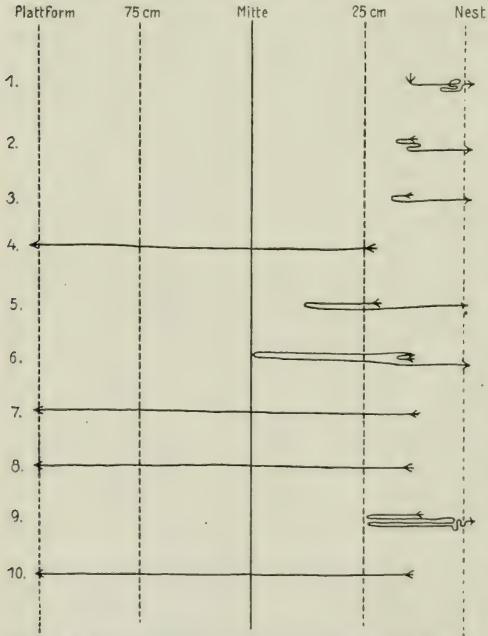


Fig. 11. Mnemischer Versuch Ib. »Unbekannte« Fährte. Larvenspur.

Bipolare Beleuchtung: Bei den Versuchen 1—2 quer zur Brücke, bei den übrigen Nest—Plattform.

Ich setze nacheinander zehn Ameisen aus der Gipsarena A mit einer Larve auf die ihnen »unbekannte« Brückenfährte und zwar in einer Entfernung von 10 bis 20 cm vom Nesteingang.

Die Resultate waren folgende (Fig. 11).

Es war somit von den in falscher (entgegengesetzter) Richtung absteigenden Ameisen keine einzige unmittelbar richtig gegangen; vier (Nr. 4, 7, 8 und 10) gingen ohne

Zögern in der falschen Richtung bis zur Plattform, obwohl sie unterwegs zahlreichen nestwärts wandernden Larventrägern begegneten. Doch ist auf der anderen Seite gegenüber den Resultaten des vorhergehenden Versuches Fig. 10, wo die Ameisen in der Mitte abgesetzt wurden, immerhin bemerkenswert, daß hier, in Nestnähe, die Umkehr aus der falschen Richtung (sofern eine solche Korrektur überhaupt stattfand) im allgemeinen sehr viel früher erfolgte (besonders bei Nr. 2 und 3). Auch ist zu bedenken, daß bei den ungünstigen Resultaten von Nr. 4, 7, 8 und 10 die Lichtorientierung doch möglicherweise eine Rolle spielte, indem die in Nestnähe abgesetzten Tiere die nestwärtsstehende Kerze viel näher hatten als die andere, so daß die Plattformseite, von diesem Punkte aus gesehen, die dunklere war.

II. Transport von Ameisen B auf die Mitte ihrer eigenen, angeblich »bekannten« Fährte B.

a) Auf Honigspur.

Nr. 8 (Fig. 12). Zu diesem Versuche konnte ich natürlich nur leergehende Ameisen verwenden.

10. November vormittags. Es besteht seit zwölf Stunden eine schwach frequentierte »Honigspur«, welche eine alte, sehr stark begangene Larvenspur überlagert. — Bipolare Beleuchtung: Nest-Plattform.

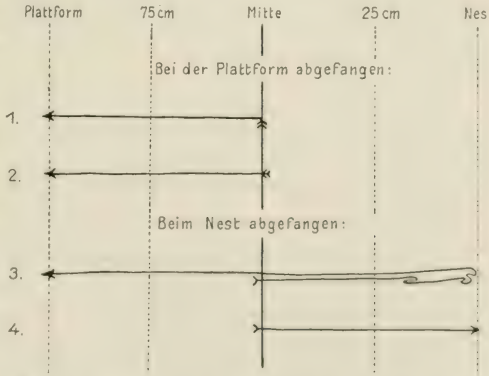


Fig. 12. Mnemischer Versuch IIa. »Bekannte« Fährte. Honigspur.

Vier leergehende Ameisen B werden teils bei der Plattform (im Begriff dieselbe nestwärts zu verlassen) teils beim Nesteingang (im Begriff zum Honig zu wandern) abgefangen und auf die Mitte der Brücke gesetzt.

Die Resultate sind, wie man sieht, ziemlich ebenso negative wie in den früheren Versuchen:

Alle vier Ameisen (von denen Nr. 2, 3 und 4 in der ihrer ursprünglichen Reiserichtung entgegengesetzten Richtung auf die Brücke abgestiegen waren) wandern unentwegt bis ans falsche Ende der Fährte. Einzig Nr. 3 macht unterwegs einmal einen schwachen Versuch zu korrigieren, merkt also offenbar, daß die Sache nicht ganz stimmt; dann aber geht sie weiter, bis zum Nesteingang zurück und beschreibt dort — offenbar um den Übergang auf die Plattform zu finden — eine Turnersche Kurve: Erst als sie zufällig mit den Fühlern die Mündung der Glasröhre berührt, merkt sie ihren Irrtum, kehrt sofort um und geht jetzt in raschem Lauf über die Brücke zum Honig hinüber.

Nun frage ich Cornetz: Wo blieb denn bei diesen Ameisen jene mysteriöse »absolute Richtungsangabe«, die angeblich nach absolviertem Hinweg in ihren Gehirnen in einsamer Unabhängigkeit thronen soll?

b) Auf Larvenspur.

Nr. 9 (Fig. 13, S. 91). Larvenspur seit 3 Stunden in den Versuchen 1—2, seit 6 Stunden in den übrigen Versuchen. Bipolare Beleuchtung bei Nr. 1 und 2 quer, bei Nr. 3 bis 9 in der Längsachse der Brücke.

Es werden nacheinander neun larventragende Ameisen B im Begriff die Plattform zu verlassen abgefangen und (mit Ausnahme von Nr. 2) auf die Mitte der angeblich »bekannten« Brückenfährte B gesetzt.

Die *Resultate* dieser Serie sind wiederum sehr bezeichnend:

1. Im Falle Nr. 1, wo der Versuch 3 Stunden nach Etablierung der Larvenspur ausgeführt wurde, fand eine Korrektur der falschen Richtung nach 23 cm statt.

2. Nr. 2 (Versuch nach 3 Stunden), 12 cm vom Nesteingang in der Richtung auf diesen absteigend, ging in dieser Richtung weiter bis zum Nest.

3. Dagegen gingen alle drei in falscher Richtung auf die Mitte abgestiegenen Ameisen (in den nach 6 Stunden ausgeführten Versuchen) bis zum falschen Ende falsch, ohne unterwegs zu korrigieren.

Ich frage wiederum: Wo blieb bei diesen Ameisen der absolute Richtungssinn von Cornetz?

III. Abholen von Larven aus der Mitte der Brückenspur.

Nr. 10. 9. November. — Ich bringe eine Anzahl Larven in die Mitte der Spur.

Bipolare Beleuchtung: Quer zur Brücke.

Resultat: Zahlreiche zum Larvenabholen nach der Plattform unterwegs begriffene Ameisen stutzen bei dem Larvenhaufen in der Mitte der Fährte: Sie steigen lange auf den Larven herum

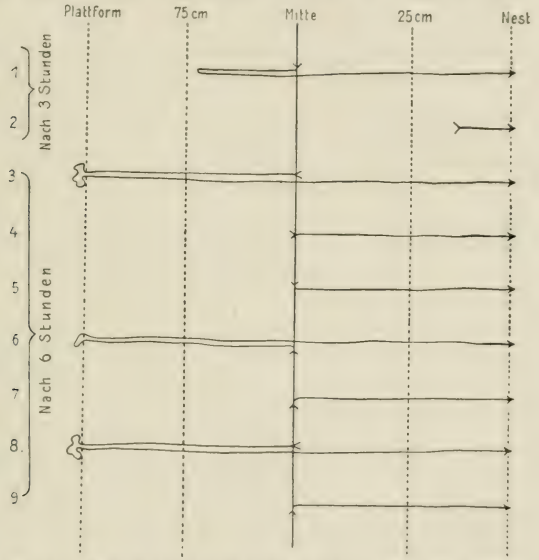


Fig. 13. Mnemischer Versuch IIb. »Bekannte« Fährte. Larvenspur.

untersuchen sie und ergreifen schließlich eine, um mit ihr zum Neste abzugehen. Ungefähr die Hälfte (50%) gehen aber nach der falschen Richtung ab und wandern unentwegt bis zur Plattform (zu dem großen Larvenhaufen) — und zwar trotzdem sie auf dem Wege dahin fortgesetzt zahlreichen larventragenden Kameraden begegnen, die von der Plattform her nach dem Neste unterwegs sind. — Einige wenige stutzen jedoch kurz vor Erreichen der Plattform und kehren um.

Nr. 11. Gleicher Versuch, jedoch Lichter in der Längsachse

der Brücke. Gleiches Resultat: Etwa 50% der mit Larven von der Mitte abgehenden Ameisen gehen falsch.

Auch hier hatte somit jene angeblich absolute Richtungskraft von Cornetz bei 50% der unter bipolarer Beleuchtung aus der Mitte abgehenden Ameisen vollständig versagt, und zwar spontan, ohne die geringste Veränderung der äußeren energetischen Situation (Anwendung von Dunkelheit, falscher Projektion der Lichtquelle oder dgl.), — Veränderungen, welche die Ameisen hätten erschrecken und so des Gebrauches jener mysteriösen Fähigkeit vorübergehend hätten berauben können!

Nr. 12. Der gleiche Versuch, jedoch auf einseitig (topisch) kanalisierter Fährte: 10. November abends.

Das 50 cm lange Mittelstück der Brücke wird durch einen gleichbreiten Papierstreifen ersetzt, der auf einer Seite rechtwinklig umgebogen ist, so daß ein 5 mm hohes Geländer entsteht; das Geländer befindet sich — vom Neste aus gesehen — links, der freie Rand der Brücke rechts. — Nach 3 Tagen wiederhole ich den Larvenversuch wie folgt:

13. November $7^h 30'$ p. m. Bipolare Beleuchtung — Nest-Plattform. Ein großer Haufen Larven auf die Plattform geschüttet.

Um 10^h p. m. finde ich den Larventransport in vollem Gange. — Ich bringe eine Anzahl Larven in die Mitte der Brücke.

Resultat: Nur ca. $^1/_4$ bis $^1/_5$ der von der Mitte mit Larven abgehenden Ameisen schlagen die falsche Richtung ein. Von diesen falschgehenden Individuen gelangt wiederum nur ein kleiner Bruchteil, etwa $^1/_5$, bis zum falschen Ende der Fährte; die meisten stutzen schon innerhalb der ersten 10—25 cm der Strecke und kehren um.

Eine genauere Beobachtung des Benehmens der falschgehenden Ameisen ergab nun die folgenden interessanten Tatsachen:

Die Tiere stürzen, nachdem sie eine Larve ergriffen haben, zunächst blindlings in der falschen Richtung voran.

Sobald sie aber dem Geländer der Brücke zufällig bis auf einige Millimeter nahekommen oder dasselbe gar mit den Fühlern berühren, stutzen sie, traversieren zum freien Rande der Brücke hinüber, stutzen wieder und kehren um. Oder sie gehen auch wohl zögernd noch einige Schritte im Zickzack weiter, worauf sich der ganze Vorgang wiederholt und schließlich die Umkehr erfolgt. Ganz ähnlich — nur im umgekehrten Sinne — verhalten sich die Tiere, die zu-

fällig zuerst an den freien Rand der Brücke gelangt sind: Sie stehen dann mit weit über den Rand gebeugtem Vorderkörper einige Augenblicke still, traversieren zum Geländer hinüber, betasten es mit den Fühlern und kehren um. — Das merkwürdige Phänomen wiederholt sich mit großer Konstanz bei fast sämtlichen falschgehenden Ameisen; nur ganz selten kommt es vor, daß ein Individuum trotz der Berührung mit dem Geländer bzw. mit dem freien Rande der Brücke seinen Weg in der falschen Richtung fortsetzt. — Ist aber eine Ameise zufällig einmal, ohne mit den Rändern der Brücke in Berührung gekommen zu sein, über die ersten 25 cm bis auf den geländerfreien Endabschnitt der Brücke gelangt, so setzt sie ihren Weg auch ausnahmslos bis zur Plattform fort.

Um ganz sicher festzustellen, daß sich unter den falschgehenden Ameisen nicht etwa solche befanden, die von der Plattform herkamen, an dem Larvenhaufen in der Mitte stutzig wurden und umkehrten, entfernte ich sämtliche Larven von der Plattform: Die Zahl der falschgehenden Ameisen blieb sich gleich.

Ich verfolgte nun zahlreiche Ameisen aufs Genaueste vom Momente ihrer Ankunft bei den Larven (vom Neste her) bis zu ihrem Abgange von denselben und konnte dabei wiederholt folgendes feststellen: 1. Eine Ameise bleibt, nachdem sie eine Larve ergriffen, längere Zeit quer auf der Brücke stehen. Dann geht sie langsam bis zum freien Rande oder zum Geländer (eventuell wiederholt zu beiden) und geht endlich entschlossen nestwärts ab. 2. Eine andere Ameise geht (zufällig) unmittelbar nach der falschen Seite ab. Sie stößt jedoch schon nach wenigen Zentimetern zufällig ans Geländer oder auf den freien Rand und kehrt augenblicklich um. 3. Ein Individuum geht nach der richtigen Seite ab und trifft nach wenigen Zentimetern aufs Geländer der Brücke: In allen diesen Fällen erfolgt niemals das geringste Stutzen noch jenes Lavieren nach der andern Seite, wie es die falschgehenden Ameisen in solchem Falle fast ausnahmslos darboten, sondern das Tier geht ruhig bis zum Neste weiter.

Nun schnitt ich das Geländer des Mittelstückes auf der Plattformseite bis 5 cm vor der Mitte mit der Schere ab.

Das Resultat war eklatant: Keine einzige der falschgehenden Ameisen kehrte um, bevor sie die Plattform erreicht hatte! Geriet eine zufällig an den freien (rechten) Rand der Brücke, so stutzte sie zwar auch und lavierte zur linken Seite hinüber — ganz wie es die Ameisen im vorhergehenden Versuche

gemacht hatten; — da sie aber jetzt auch dort einen freien Rand vorfand, so mußte sich in ihr natürlich die Täuschung aufs neue befestigen, sie sei auf dem Wege zum Neste begriffen (indem die zum Neste heimkehrenden Ameisen den freien Rand der Brücke zur Linken hatten, so daß sie beruhigt weiterlief. Daß diese Deutung tatsächlich die richtige ist, geht ferner auch aus dem Benehmen derjenigen Individuen hervor, die bei ihrer falschen Orientierung zufällig zuerst an den (nunmehr vom Geländer befreiten) linken Rand der Brücke stießen: Kein einziges dieser Tiere stutzte oder fühlte sich gar veranlaßt zur andern Seite hinüber zu sehen, da ja scheinbar alles aufs beste stimmte!

Jetzt drehte ich das Mittelstück der Brücke um 180°, so daß die geländertragende Strecke nunmehr nach der Plattform, die geländerfreie dagegen nach dem Neste schaute.

Resultat: Drei Viertel der von der Mitte abgehenden Ameisen wandern mit ihrer Larve nach der Plattform, nur ein kleiner Rest wendet sich nestwärts, und auch von diesen kehren viele schon nach wenigen Zentimetern nachträglich um, nachdem sie zufällig mit dem stehengebliebenen, etwa 5 cm langen Rest des Geländers in Berührung gekommen sind. Keine der falschgehenden Ameisen stutzt diesmal auch nur im geringsten bei zufälliger Berührung mit dem Geländer oder mit dem freien Rande der Brücke; m. a. W.: Es handelt sich tatsächlich um eine virtuelle Orientierung infolge der künstlichen Reversion eines globalen topischen Komplexes (des Geländers), durch dessen natürliche (aktive) Reversion den Ameisen die Richtungsbestimmung auf ihrer Fährte bisher allein ermöglicht wurde! Damit haben wir aber zugleich den strengen Beweis geleistet, daß die Ameisen auf ihren Fährten auch bestimmte charakteristische topographische Verhältnisse wenigstens in globo engraphieren und diese Engrammkomplexe zur Bestimmung der relativen Richtung mit verwerten; — ganz so wie wir es im allgemeinen Teile dieser Arbeit aus rein theoretischen Überlegungen heraus deduzierten.

Das Fazit, das aus allen diesen Varianten des »mnemischen Versuchs« mit geradezu eintöniger Übereinstimmung zu ziehen ist, lautet für die verschiedenen Polarisationshypothesen (in jeder Form) vernichtend, nämlich:

1. Daß ein Polarisationsphänomen sens. strict., d. h. eine Fähigkeit der Ameisen, die beiden Richtungen ihrer Fährten unmittelbar an Ort und Stelle, aus der Beschaffenheit der Geruchsspur selbst zu erkennen, nicht existiert — gleichgültig, ob die Fährte von den betreffenden Ameisen schon früher begangen wurde oder nicht.

2. Daß dagegen eine solche Richtungsangabe im Laufe einer aufmerksamen **Verfolgung der Fährte** seitens der Ameisen in gewissen Fällen — aber keineswegs in allen — doch zustandezukommen scheint und zwar in der Tat aus den Eigenschaften der Spur selbst, unabhängig von irgendwelchen Nebenfaktoren.

Die genaueren Bedingungen des Zustandekommens dieser zweiten Erscheinung (und damit das eigentliche Wesen des sogenannten Polarisationsphänomens von Bethe) werden wir in der folgenden Versuchsreihe nunmehr zu ermitteln suchen.

B) Spurdrehungs- und Spurwechselexperimente.

Wenn wir die Ergebnisse der im vorhergehenden geschilderten Versuchsreihen mit Bezug auf das Vorhandensein oder Nichtvorhandensein einer Richtungsangabe (im Sinne von Punkt 2 der obigen Zusammenfassung) miteinander vergleichen, so gewinnen wir über die näheren Bedingungen, die beim Zustandekommen der Polarisationsphänomene möglicherweise eine Rolle spielen, doch schon gewisse Anhaltspunkte: Wir fanden nämlich:

Im Versuch Nr. 6. Alte Honigspur, von der Mitte aus: Teilweise deutliche Richtungsangabe nach Zurücklegung von etwas mehr als der Hälfte des (50 cm langen) Weges.

Nr. 7. Junge Larvenspur (3 Stunden), in Nestnähe: Teilweise sehr prompte Richtungsindikation schon auf kurzen Strecken (im Minimum 4 cm).

Nr. 8. Honigspur (schwach frequentiert, eine 17 Stunden alte sehr stark begangene Larvenspur überlagernd; von der Mitte aus: In einem von 4 Fällen (Nr. 3): Schwache Andeutung einer Richtungsindikation in Nestnähe.

Nr. 9. Alte Larvenspur (6 Stunden), von der Mitte aus: Keine Richtungsindikation.

Nr. 10—12. Alte stark frequentierte Larvenspur, von der Mitte aus: Keine Richtungsindikation.

Aus dieser summarischen Zusammenstellung geht ohne weiteres hervor, daß aus Spurdrehungsexperimenten, wie sie Bethe ausführte, einwandfreie Schlüsse in bezug auf die Existenz oder Nichtexistenz, bzw. auf die nähere Natur einer »Polarisation« der Ameisenspur nur dann zu ziehen sind, wenn man in jedem Einzelfalle stets sorgfältig die folgenden Punkte berücksichtigt und die Versuche entsprechend variiert:

1. Die Qualität der Fährte (Futterfährte, Brutfährte oder »neutrale Fährte« — [z. B. bei Umzügen von Arbeitern ohne Brut]?).

2. Alter und Frequenz der Fährte.

3. Die Entfernung vom Nest und die Länge des Drehstückes.

Nach diesen Gesichtspunkten traf ich folgende *allgemeine Versuchsanordnung:*

Auf das Plattformende und auf das Nestende (2 cm vom Nesteingang beginnend) der Brückenfährte werden Papierstreifen von gleicher Breite und von zunehmender Länge gelegt; der anfänglich unterbrochene Verkehr wird allmählich (notgedrungen über die Hindernisse) wieder aufgenommen, und es bildet sich auf jedem Streifen eine Geruchsspur, die den Vorteil hat, daß wir sie beliebig drehen, miteinander vertauschen bzw. auf eine andere Strecke in der Kontinuität der Fährte bringen können. Um eine möglichst gleichmäßige Frequenz der Fährte zu erzielen wird der Honig, — bzw. Larvenvorrat auf der Plattform einige Stunden vor jedem Versuch erneuert. Dreiviertel Stunden von Beginn der Versuche wird bipolare Beleuchtung Nest-Plattform eingeschaltet.

Nach einer für alle Versuche konstanten Zeit (jeweilen fünf Stunden nach Legung der betreffenden Streifen) werden folgende Versuche ausgeführt:

I. Jeder der beiden Streifen wird an Ort und Stelle um 180° gedreht.

II. Der Nest- und Plattformstreifen werden miteinander vertauscht, und zwar

α) zunächst in der ursprünglichen Orientierung, d. h. bei gleichbleibender »Polarität« (nichtgedreht), sodann

β) mit gleichzeitiger Drehung jedes Streifens um 180°.

Es wird beobachtet, ob eine Verkehrsstörung eintritt oder nicht, und um die Resultate zahlenmäßig miteinander vergleichen zu können, werden an jedem Ende der Fährte die Reaktionen der zwölf ersten Ameisen, welche aus jeder der beiden Richtungen

ankommen, notiert[1]). Als Kontrollexperiment — um sich zu vergewissern, daß die Ameisen nicht etwa (infolge der langen Gewohnheit über eine schmale Brücke zu wandern) die Geruchsindikation des Weges überhaupt vernachlässigen — diente jeweilen das Legen der neuen (nächstlängeren) Streifen, wobei es ausnahmslos zu einer sehr starken Verkehrsstörung kam.

a) Honigspur (Honig auf der Plattform).

(Die Resultate am Plattformende beim Versuche 13 I stehen mit den entsprechenden Resultaten aller übrigen Versuche in vollkommenem Widerspruch; die ungewöhnlich starke Verkehrsstörung beruht auf einer ungeschickten Manipulation des Streifens beim Umdrehen, und es dürfen daher die betreffenden Resultate zur Beurteilung der ganzen Serie nicht mitverwertet werden).

Nr. 13. Länge der Papierstreifen: 3 cm.

I.

Pl.	n_1	P_1	Jeder Streifen um 180° gedreht.			N.
		2 (2, 4) ←	Es kehren um		I (1) ←	
→	I (8)	3 (1, 7, 8) ←	Es betreten den Streifen und kehren um	→ I (8)	2 (5, 7) ←	
→	2 (9, 10)	2 (5, 8) ←	Es gehen zögernd hinüber[2])	→ 2 (6, 7)	5 (6, 9-12) ←	
→	9 (1-7, 11, 12)	5 (3, 6, 10-12) ←	Es gehen ohne Zögern hinüber	→ 9 (1-5, 9-12)	4 (2-4, 8) ←	

II. *a*)

Pl.			Streifen vertauscht, nicht gedreht.			N.
			Es kehren um	→	I (7) 6 (4, 7, 11, 12) ←	
		8 (2-4, 6, 8-10, 12) ←	Es betreten den Streifen und kehren um	→	I (8) 3 (1, 2, 9) ←	
		2 (5, 7) ←	Es gehen zögernd hinüber	→	6 (2-6, 12) 2 (2, 3) ←	
→	12	2 (1, 11) ←	Es gehen ohne Zögern hinüber	→	4 (1, 9-11) I (10) ←	

[1]) Da man nicht an zwei (1 m auseinanderliegenden) Orten zugleich beobachten kann, so war dazu natürlich Assistenz notwendig. Dieselbe wurde mir in dankenswerter Weise von meinem Freunde, Herrn H. Kutter in Zürich, geleistet.

[2]) Darunter auch solche, die nur vor dem Betreten des Streifens einen Augenblick stutzen.

II. *β*)

Pl.	n	P	Streifen vertauscht und gedreht.	n_1	P_1	N.
			Es kehren um		2 (2-3)	
→	I (4)	I (2) ←	Es betreten den Streifen und kehren um	I (3)	4 (5, 8, 10, 11)	
	5 (4, 7, 8, 10, 12) ←		Es gehen zögernd hinüber	9 (1, 2, 4-10)	5 (1, 4, 6, 7, 9)	
→	II	6 (1, 3, 5, 6, 9, 11) ←	Es gehen ohne Zögern hinüber	2 (11, 12)	I (12)	

Nr. 14. Länge der Streifen: 4 cm.

I.

Pl.	n_1	P_1	Jeder Streifen um 180° gedreht.	n	P	N.
			Es kehren um			
			Es betreten den Streifen und kehren um			
→	I (4)	9 (1-8, 12) ←	Es gehen zögernd hinüber	→ 3 (1-3)	4 (2, 7, 8, 10) ←	
→	II	3 (9-11) ←	Es gehen ohne Zögern hinüber	→ 9 (4-12)	8 (1, 3-6, 9, 11, 12) ←	

II.

Pl.	n	P	Streifen vertauscht und gedreht.	n_1	P_1	N.
			Es kehren um		I (9) ←	
	I (7) ←		Es betreten den Streifen und kehren um	→ I (12)	4 (3-5, 10) ←	
→	4 (1, 2, 4, 7)	9 1-6, 10-12 ←	Es gehen zögernd hinüber	→ 3 (1, 5, 11)	3 (1, 2, 11) ←	
→	8	2 (8, 9) ←	Es gehen ohne Zögern hinüber	→ 8 (2-4, 6-10)	4 (6-8, 12) ←	

Nr. 15. Länge der Streifen: 5 cm.

I.

Pl.	n_1	P_1	Jeder Streifen um 180° gedreht.	n	P	N.
			Es kehren um		I (5) ←	
→	I (8)	I (10) ←	Es betreten den Streifen und kehren um	→ 1 (4)	2 (11, 12) ←	
→	5 (1, 9-12)	I (9) ←	Es gehen zögernd hinüber	→ 5 (1-3, 6, 8)	6 (2, 3, 7-10) ←	
→	6 (2-7)	10 (1-8, 11, 12) ←	Es gehen ohne Zögern hinüber	→ 6 (5, 7, 9-12)	3 (1, 4, 6)	

II.

Pl.		Streifen vertauscht und gedreht		N.
		Es kehren um →		4 (1, 4, 8, 12) ←
	2 (8, 10) ←	Es betreten den Streifen und kehren um →	1 (6)	2 (2, 9) ←
→ 2 (1, 11)	10 ←	Es gehen zögernd hinüber →	10	6 (3, 5-7, 10, 11) ←
→ 10		Es gehen ohne Zögern hinüber →	1 (12)	

Nr. 16. Länge der Streifen: 6 cm.

I.

Pl.		Jeder Streifen um 180° gedreht.		N.
		Es kehren um		
		Es betreten den Streifen und kehren um →	1 (3)	4 (5, 8, 10, 12) ←
	6 ←	Es gehen zögernd hinüber →	7	8 ←
→ 12	6 (1-4, 6, 11) ←	Es gehen ohne Zögern hinüber →	4 (1, 10-12)	

II.

Pl.		Streifen vertauscht und gedreht.		N.
		Es kehren um		4 (1, 9-11) ←
	2 (5, 8) ←	Es betreten den Streifen und kehren um →	2 (2, 9)	4 (2, 4, 7, 8) ←
→ 1 (10)	7 ←	Es gehen zögernd hinüber →	9	4 (3, 5, 6, 12) ←
→ 11	3 (3, 7, 11) ←	Es gehen ohne Zögern hinüber →	1 (3)	

Nr. 17. Länge der Streifen: 7 cm.

I.

Pl.		Jeder Streifen um 180° gedreht.		N.
		Es kehren um		3 (1-6) ←
	1 (6) ←	Es betreten den Streifen und kehren um		5 ←
→ 4 (4, 8, 11, 12)	10 ←	Es gehen zögernd hinüber →	8	4 (7, 9-11) ←
→ 8	1 (10) ←	Es gehen ohne Zögern hinüber →	4 (4, 5, 11, 12)	

II.

Pl.	n_1	P_1	Streifen vertauscht und gedreht.	n_1	P_1	N.
	I (3)	←	Es kehren um		2 (1, 3)	←
	2 (1, 4)	←	Es betreten den Streifen und kehren um	→ 2 (6, 12)	I (6)	←
→	5 (3, 4, 7, 10, 11)	9 ←	Es gehen zögernd hinüber	→ 10	8	
→	7		Es gehen ohne Zögern hinüber		I (9)	←

b) Larvenspur (Larven auf der Plattform abgeholt).

Nr. 18. Länge der Streifen: 7 cm, Larvenspur seit $1^1/_2$ Stunden.

I.

Pl.	n_1	P_1	Jeder Streifen um 180° gedreht.	n_1	P_1	N.
	—	—	Es kehren um	—	—	
	—	—	Es betreten den Streifen und kehren um	—	—	
→	3 (2, 3, 5)	I (5) ←	Es gehen zögernd hinüber	—	5 (2, 9-12)	
→	9	11 ←	Es gehen ohne Zögern hinüber	→ 12	7	←

II.

Pl.	n_1	P_1	Streifen vertauscht und gedreht.	n_1	P_1	N.
	—	—	Es kehren um	→ I (1)	—	
→	3 (6, 7, 11)	—	Es betreten den Streifen und kehren um	→ I (8)	—	
→	3 (4, 8, 9)	2 (5, 6) ←	Es gehen zögernd hinüber	→ 6	4 (4, 7, 9, 10)	←
→	6	10 ←	Es gehen ohne Zögern hinüber	→ 4 (6, 7, 11, 12)	8	←

Nr. 19. Drehung des 50 cm langen Mittelstückes der Brücke um 180°.

Plattformende.		*Nestende.*
—	Es kehren um	—
—	Es betreten die Mittelbrücke und kehren um	I (1) ←
→ 10	Es gehen zögernd hinüber	4 (2-4, 8) ←
→ 2 (3, 4)	Es gehen ohne Zögern hinüber	7 ←

Nr. 20. Larvenspur seit 26 Stunden (um 2^h p. m. hatte ich noch den Rest des Larvenvorrats aus der Gipsarena A (mehrere tausend Stück!) teils auf die Plattform, teils auf den Tisch geschüttet. Um 9^h 30′ sind die Tiere noch immer eifrig mit dem Eintragen der Larven beschäftigt.

a) Der 7 cm lange Plattformstreifen von Versuch 18II (der Neststreifen war entfernt worden) wird ohne Drehung (also entsprechend seiner »Polarität«) ans Nestende der Fährte gelegt:

Resultat:	P_1	n_1	N.
Es gehen ohne Zögern hinüber →	12	12	←

b) Der Streifen wird um 180° gedreht:

Resultat:	n_1	P_1	N.
Es gehen ohne Zögern hinüber →	12	12	←

c) Der 10 cm lange Streifen, welcher die Plattform mit der Oberfläche des Tisches verbindet, wird um 180° gedreht und (mit dem Tischende) ans Nestende der Fährte gelegt:

Resultat (20 Ameisen):	Pl	t	N.
Es stutzen ganz kurz und gehen hinüber	—	2	←
Es gehen ohne Stutzen hinüber →	20	18	←

d) Kontrollversuch, um zu zeigen, daß die Ameisen die Geruchsindikation des Weges nicht vernachlässigen: Ein 3 cm langer neuer Streifen wird ans Nestende gelegt.

Resultat: Auf beiden Seiten des Streifens stutzen sämtliche 12 ersten Ameisen und kehren um; es entsteht eine Stauung.

Kritische Besprechung der Ergebnisse der III. Versuchsreihe.

Wenn wir zunächst die Resultate der soeben geschilderten Spurdrehungs- und Spurwechselexperimente zusammenfassend vergleichen, so können wir an Hand der zahlenmäßigen Belege eine Reihe wichtiger neuer Tatsachen feststellen, welche geeignet sind, das »Polarisationsphänomen« in einem ganz neuen Lichte erscheinen zu lassen:

1. Als auffälligster Befund ergibt sich die überraschende Tatsache, daß das Bethesche Phänomen auf alten »Larvenspuren« — im Gegensatze zu dem Verhalten der Ameisen auf »Honigfährten« — vollständig negativ ist; schon ein ganz

oberflächlicher Vergleich der Resultate des Versuches Nr. 20 (S. 101) mit denjenigen von Nr. 13—17 wird das auf den ersten Blick dartun! und wenn wir ferner die Versuche 18 und 19 mit Nr. 17 der Serie a vergleichen, so sehen wir, daß diese »Verwischung« der Reaktion schon auf einer ganz jungen, erst seit $1^1/_2$ Stunden bestehenden Larvenfährte eine ganz ausgesprochene ist. Es ist hervorzuheben, daß diese Resultate auch mit den entsprechenden Befunden beim »mnemischen Versuch«, sofern dabei auf älteren Larvenfährten operiert wurde (Nr. 7, 9, 10—11), vollkommen übereinstimmen, indem auch dort die auf die Mitte der Fährte versetzten bzw. von der Mitte abgehenden Ameisen sich in allen Fällen vollständig unfähig zeigten, auf den verschiedenen Strecken der Spur irgendwelche Differenzen wahrzunehmen und ihre falsche Orientierung danach zu korrigieren.

2. Dagegen ist das Bethesche Phänomen auf Honigfährten allerdings durchweg positiv, aber es ist die Intensität der Reaktion auf den verschiedenen Strecken der Spur eine sehr verschiedene, und zwar am Nestende eine durchschnittlich um das vielfache stärkere als an dem nur 95 cm entfernten Plattformende der Fährte; — dieser quantitative Unterschied war in sämtlichen Versuchen (über die Ausnahme in Nr. 13 I vgl. die Bemerkung S. 97) ein so bedeutender und auf den ersten Blick auffallender, daß er unmöglich auf bloßen Zufall zurückgeführt werden kann. Wir haben ja überdies etwas ähnliches auch schon beim mnemischen Versuche kennen gelernt.

3. In allen Fällen war ferner das Resultat nach Vertauschung der Streifen relativ stärker positiv als nach bloßer Drehung derselben an Ort und Stelle, und zwar gilt dies sowohl für das Nestende als für das Honigende der Fährte. Sehr wichtig und für die Bethesche Auslegung des Phänomens ganz besonders kompromittierend ist hier namentlich auch der Umstand, daß schon die bloße Vertauschung der Streifen (in Nr. 13 II*a*) ohne Drehung (also ohne Veränderung der sogenannten »Polarität«) genügte, um eine sehr starke Verkehrsstörung zu bewirken; — ja es war die Störung in diesem einen Falle zufällig sogar die intensivste, die im Verlaufe der Serie überhaupt beobachtet wurde!

4. Im weiteren zeigte es sich, daß die Intensität der Reaktionen auf Spurdrehung und Spurvertauschung auch in hohem Maße von der Richtung abhängt, nach welcher die Ameisen wandern: Man vergleiche nur (auf der Honig-

fährte am Nest- wie am Plattformende) die linksstehenden Kolonnen, welche den heimkehrenden Ameisen entsprechen, mit den Kolonnen rechts, deren Zahlen die Reaktionen der vom Nest zum Honig wandernden Ameisen veranschaulichen: so wird man den gewaltigen Unterschied auf den beiden Seiten der Drehstücke sofort konstatieren: Die honigwärts wandernden Ameisen zeigten sowohl am Nest- als am Plattformende der Fährte fast durchweg eine um das vielfache stärkere Reaktion als die in umgekehrter Richtung, also nestwärts wandernden. Der Unterschied war in sämtlichen Versuchen der Serie ein so konstanter und typischer, daß es schwer verständlich ist, wie Bethe dieses Faktum total übersehen konnte!

5. In merkwürdigem Gegensatze zu diesem Verhalten auf Honigfährten war nun auf der jungen Larvenfährte des Versuches 18 genau das Umgekehrte der Fall, indem hier gerade die mit Larven beladen heimkehrenden Ameisen, sowohl am Plattformende wie am Nestende eine bedeutend stärkere Reaktion zeigten als ihre zu den Larven wandernden Gefährten.

6. In letzter Linie endlich ist die Reaktion noch abhängig von der Länge des gedrehten Spurabschnittes, indem sie durchschnittlich mit der Länge des Drehstückes proportional zunimmt, und zwar ist dieses Verhalten — wie natürlich — am deutlichsten am Nestende der Fährte zu beobachten, während am Honig-(Plattform-)ende der Unterschied viel weniger ausgesprochen ist, und hier für die heimkehrenden Tiere (wo die Reaktion überhaupt im besten Falle nur eine minimale ist) sogar ganz fehlt.

Wir sind am Ende unserer Untersuchungen über das Polarisationsphänomen. Während Bethe diese Erscheinung auf einen einfachen Chemoreflex zurückführen wollte, hat eine genauere Analyse dieselbe als einen von ganz bestimmten äußeren und inneren Umständen abhängigen, keineswegs überall vorkommenden und sogar für verschiedene Strecken ein- und derselben Fährte in sehr verschiedenem Grade wirksamen komplizierten Vorgang enthüllt — einen Vorgang, bei dessen Deutung einfach-reizphysiologische Gesichtspunkte einerseits kaum mehr auszureichen scheinen, wo aber andererseits auch die von Wasmann und Forel unternommenen psycho-physiologischen Erklärungsversuche teils versagen, teils in direktem Widerspruch mit den beobachteten Tatsachen stehen.

Wenn wir uns das Wesentliche aus diesen Tatsachen hier nochmals im Zusammenhange vergegenwärtigen, so wird uns eine Vermutung, die wir schon im allgemeinen Teile dieser Arbeit kurz anzudeuten Gelegenheit hatten, nachgerade zur Gewißheit: Die notorische Unfähigkeit der Ameisen, die beiden Richtungen der Spur sofort, an Ort und Stelle wo man sie hinsetzt, zu erkennen; die Abhängigkeit der Intensität des »Polarisationsphänomens« von der Länge des gedrehten Teilstückes; die erhebliche Abnahme desselben mit zunehmender Entfernung vom Neste, seine Steigerung in Nestnähe und bei gegenseitiger Vertauschung weit auseinanderliegender Teilstücke der Fährte; und endlich die rapide Abnahme und das schließliche komplette Verschwinden der Erscheinung auf Fährten, über welche Brut getragen wird: All dies scheint mir in befriedigender Weise nur durch die Annahme erklärbar, daß der Geruchskomplex der Ameisenspur im Verlaufe der Kontinuität der Fährte allmählich gewisse qualitative und vor allem **quantitative Veränderungen** aufweist im Sinne einer progressiven Zu- bzw. Abnahme der Intensität gewisser Geruchskomponenten nach den beiden Richtungen.

Welche Komponenten das sind ist unschwer zu erraten: Beim Ausgang aus dem Nest deponieren die zahllosen Ameisen den »Nestgeruch« in allmählich (und zwar mit zunehmender Entfernung sehr rasch) abnehmender Intensität auf ihrer Spur (die ja als solche — nach den neuen Beobachtungen Santschis — durch direktes Betupfen des Bodens mit Analdrüsensekret markiert wird); umgekehrt verschleppen die vom Honig heimkehrenden Ameisen den Honiggeruch an ihren Füßen und Fühlern auf der Fährte in abnehmender Intensität nestwärts; die Fährte wird also in der Nähe des Nestes sehr starken Nestgeruch und (je nach ihrer Länge) gar keinen oder nur sehr schwachen Honiggeruch aufweisen, wogegen am Futterende das Umgekehrte der Fall sein muß. Dreht man also in unmittelbarer Nähe des Nesteingangs ein Teilstück der Fährte um 180°, so werden die vom Neste fortstrebenden Ameisen anstatt des zunehmenden Honiggeruchs nun plötzlich wieder stärkeren Nestgeruch wahrnehmen; — in größerer Entfernung vom Neste aber und namentlich in der Nähe des Zieles (des Futters) wird diese Differenz in der Zunahme bzw. Abnahme des Nestgeruches an den beiden Enden des Drehstückes eine sehr viel geringere sein, und dementsprechend wird auch die Reaktion der Tiere auf die Spurdrehung um vieles schwächer ausfallen. Der

Honiggeruch kann hier die (umgekehrte) Rolle des Nestgeruchs schon deshalb nur sehr unvollkommen übernehmen, weil er den Füßen der Tiere naturgemäß in weit geringerer Stärke anhaftet als der Geruch des Nestes, worin sie sich den größten Teil des Tages über aufhalten.

Ganz anders liegen die Verhältnisse auf der »Larvenspur«. Hier wird das am Ziele wirkende Agens (in unseren Fällen also die Larven) nicht nur in Gestalt spärlicher Geruchspartikel an den Füßen und Fühlern der Ameisen, sondern in originärer Stärke über die ganze Länge der Fährte, bis zum Neste, verschleppt, m. a. W. es wird die ganze Spur gleichsam mit dem Zielgeruche bestrichen, so daß dieser Geruch den viel schwächeren Honig- und später auch den Nestgeruch der Fährte — selbst in unmittelbarer Nestnähe — allmählich vollständig übertäubt. Wenn nun dazu noch — wie in unserem Falle — dieser »Nestgeruch«, infolge der Gegenwart einiger Tausend Larven im Neste — vermutlich im wesentlichen selbst einen »Larvengeruch« darstellt, so ist die vollständige Unmöglichkeit seitens der Ameisen, auf einer solchen Spur noch irgendwelche Umdrehungen oder Vertauschungen von Teilstücken wahrzunehmen, zur Genüge erklärt. Noch mehr: Durch diesen unsern Nachweis der Apolarität von Larvenspuren findet jetzt auch ein eigentümlicher Widerspruch, auf den wir schon einleitend (S. 4 Anmerkung) hinweisen mußten, eine ganz unerwartete und befriedigende Aufklärung: Der Widerspruch nämlich, daß Lubbock bei seinen Drehungsexperimenten — im Gegensatze zu Bethe — das »Polarisationsphänomen« durchweg vermißte. Wir erkennen jetzt, daß dieses negative Ergebnis nicht, wie Bethe (5) vermutete, daher rührt, daß Lubbock nur mit jungen, schwach frequentierten Geruchsfährten experimentierte, noch davon, daß er nicht in der richtigen Weise drehte, sondern daß es offenbar einfach darauf beruht, daß Lubbock bei seinen Experimenten stets mit Larvenspuren arbeitete, indem er die Ameisen am Ziele Larven abholen ließ (vgl. 81, S. 263). — Es wäre interessant, in exakter Weise nachzuprüfen, ob und inwieweit ein ähnliches Verhalten auch auf den Fährten der körnersammelnden mediterranen Messor-Arten (wo sich der Körnergeruch ja ebenfalls der ganzen Fährte gleichmäßig mitteilen müßte) zutrifft.

Noch sind aber zwei sehr wesentliche Schwierigkeiten zu überwinden, die der eben gegebenen Erklärung des Polarisations-

phänomens im Wege zu stehen scheinen: Erstens: Wie kommt es, daß die heimkehrenden Ameisen durchweg (auch nach Vertauschung der Drehstücke) in so viel schwächerem Maße auf die Spurdrehung reagierten als die zum Honig wandernden Gefährten[1])? Und wie kommt es, daß dieses Verhältnis auf der (jungen) Larvenfährte Nr. 18 gerade umgekehrt war? Und zweitens: Wie ist es zu erklären, daß die Reaktion der honigwärts wandernden Ameisen am Plattformende auch dann eine verhältnismäßig so geringe war, wenn der Plattformstreifen mit dem Neststreifen vertauscht wurde?

Meines Erachtens lassen sich diese auffallenden Unterschiede aus der einfachen reizphysiologischen Situation überhaupt nicht mehr erklären, sondern wir müssen, um zu einem Verständnis dieser komplizierten Reaktionen zu gelangen, auch die gesamte innere energetische Situation, und namentlich die psychische Disposition der Tiere mit berücksichtigen. Welche Komponenten da möglicherweise eine Rolle spielen, darüber können vorläufig nur Vermutungen ausgesprochen werden, indem diese Spezialfrage zu ihrer endgültigen Aufklärung noch eines weiteren experimentellen Studiums bedarf. Am wahrscheinlichsten scheint mir bis auf weiteres die folgende Hypothese:

Unter den zum Honig wandernden Ameisen befinden sich zweifellos sehr viele, welche die betreffende Fährte, sei es überhaupt zum ersten Male, sei es nach längerer Pause, wieder zum erstenmal begehen. Diese Individuen werden daher anfänglich (d. h. in Nestnähe) darauf angewiesen sein, ihren Weg peinlich gewissenhaft mit Hilfe ihrer Fühler zu verfolgen; so werden ihnen selbst sehr geringfügige quantitive oder qualitative Veränderungen bzw. plötzliche Schwankungen in der Zusammensetzung des Spurgeruches sofort auffallen. Je weiter sie aber auf der geradlinigen und topisch vollkommen gleichmäßigen Brückenfährte vorrücken, um so vertrauter werden sie mit den einfachen Verhältnissen dieser Fährte — um so weniger Aufmerksamkeit werden sie allmählich der Geruchsindikation des Weges schenken: So werden ihnen am Plattformende der Spur vielfach selbst gröbere Unterschiede in der chemischen Beschaffenheit der Spur entweder gänzlich entgehen, oder sie werden diese Veränderungen wenigstens nicht mehr in dem Maße beachten wie am Anfang der Reise. In noch höherem Grade wird

[1]) Dieser gewaltige Unterschied der Reaktionsstärke auf den beiden Seiten des Drehstückes scheint Bethe bei seinen Beobachtungen vollständig entgangen zu sein!

das aber bei den heimkehrenden Ameisen der Fall sein müssen, denn diese haben ja alle die Fährte erst vor kurzem von Anfang bis zu Ende begangen und sind daher im Besitze eines rezenten topochemischen (globalen!) Engrammkomplexes, welcher die mühsame Verfolgung der Spur von Schritt zu Schritt entbehrlich macht oder wenigstens ungemein erleichtert. Aber nicht nur das: Die heimkehrenden Ameisen besitzen außerdem eine mehr oder minder genau engraphisch fixierte Längenangabe der bis zum Neste zurückzulegenden Wegstrecke (podometrisches Muskelengramm im Sinne Piérons); sie werden daher, in Nestnähe angekommen — (aber erst dann) — die Geruchsspur wieder genauer mit den Fühlern verfolgen, damit ihnen die Stelle des Nesteingangs (dessen Auftauchen im Sinnesfelde sie jetzt jeden Augenblick gewärtigen müssen) nicht etwa entgehe: So würde es sich erklären, weshalb die heimwärts wandernden Ameisen in Nestnähe auf Spurdrehung und Spurvertauschung wieder so unverhältnismäßig viel stärker reagieren als am Honigende der Spur.

Ganz anders die Ameisen, die auf der Larvenspur mit Larven beladen heimkehren. Da diese infolge der Belastung an sich schon größere Schwierigkeiten bei der Orientierung haben (eine Tatsache, die sich auch anderweitig [vgl. S. 77] leicht feststellen läßt), so werden diese Individuen überhaupt die Neigung haben, während ihrer Rückreise den verschiedenen Indikationen des Weges — also auch der Geruchsindikation — erhöhte Aufmerksamkeit zu schenken. Daher werden beladene Ameisen ganz allgemein durch irgendwelche in den Weg gelegte Schwierigkeiten in ihrer Orientierung um so mehr beeinträchtigt, je weiter sie noch vom Neste entfernt sind und je weniger anderweitige Orientierungsmittel (Lichtindikation, topographische Anhaltspunkte usw.) ihnen abgesehen von der Geruchsspur noch zur Verfügung stehen.

Zusammenfassung der Versuchsergebnisse über die Orientierung auf Geruchsfährten.

1. Die Ameisen orientieren sich auch auf ihren großen Kollektivfährten keineswegs ausschließlich vermittelst des Geruchsinnes, sondern sie nehmen dabei auch sehr wohl gewisse Nebenfaktoren, wie Richtung der Lichtstrahlen, allgemeine topographische Verhältnisse, die Länge der durchlaufenen Strecke usw. wahr und engraphieren sie in globo. Diese globalen Engramme sind es, welche die auf der Fährte einzuschlagende Rich-

tung in praxi unmittelbar und eindeutig — wenigstens zunächst — bestimmen.

2. Ameisen, die experimentell auf irgendeinen Punkt einer (gleichviel ob »bekannten« oder »unbekannten«) gleichförmigen Fährte versetzt werden, sind unfähig, die beiden Richtungen der Spur an Ort und Stelle zu erkennen: Eine »Polarisation« der Ameisenspur sens strict. existiert demnach nicht.

3. Dagegen ist eine »Futterfährte« (sofern das Futter nicht über die Spur zum Neste geschleppt wird?) allerdings in einem gewissen Sinne »polarisiert«, indem der Spurgeruch an den beiden Endpolen der Fährte in bezug auf einzelne Komponenten eine quantitativ verschiedene Zusammensetzung aufweist. (Globale quantitative Polarisation.) Auf dieser Eigentümlichkeit beruht das Polarisationsphänomen von Bethe.

4. Im Gegensatze zur »Futterfährte« ist eine alte »Brutfährte« vollkommen apolar und demgemäß eine eindeutige Richtungsbestimmung — bei sorgfältigem Ausschluß aller Nebenfaktoren — auf solchen Fährten absolut unmöglich.

Bezüglich der Einzelheiten des Polarisationsphänomens und ihrer Deutung verweise ich auf die zusammenfassende Besprechung am Schlusse der III. Versuchsreihe, sowie auf die an den mnemischen Versuch geknüpften kritischen Erörterungen.

Über die Schlußfolgerungen aus den Experimenten über die Wiederherstellung und die Flüchtigkeit von Geruchsspuren vgl. die Zusammenfassung auf S. 83.

5. Das vollständige Fehlen einer relativen Richtungsangabe in den Varianten II und (namentlich) III des mnemischen Versuches: Das Falschgehen von 50% der aus der Mitte unter bipolarer Beleuchtung abgehenden Ameisen, beweist, daß ein absoluter Richtungssinn bei Ameisen nicht existiert, und daß das Piéron-Cornetzsche Phänomen auf Lichtorientierung beruht.

B. Die Orientierung auf Ameisenstraßen.

Einen wie hochwertigen Instinkt der Straßenbau gewisser Ameisenarten in biologischer Hinsicht darstellt, so einfach gestaltet sich in psychophysiologischer Hinsicht die Orientierung auf solchen Straßen — übrigens durchaus ihrem biologischen Zwecke entsprechend, der ja kein anderer ist, als Ersparnis an Mühe und

Zeit. Da die mnemischen Grundlagen der Heerstraßenorientierung im wesentlichen dieselben sind wie bei der Orientierung auf Geruchsfährten (nur daß hier noch eine doppelseitige topische Kanalisation der Fährte hinzukommt), so können wir auf eine nochmalige eingehende experimentelle Analyse aller hier in Betracht kommenden Faktoren füglich verzichten und uns darauf beschränken, zu zeigen, daß auch auf Ameisenstraßen — in noch höherem Maße als auf einfachen Geruchsfährten — gewissen Nebenfaktoren eine wesentliche, ja eigentlich die Hauptrolle bei der Orientierung zukommt; — ganz besonders bei der eindeutigen Bestimmung der relativen Richtung.

Daß der Geruchskomplex der Spur überhaupt auf Heerstraßen eine verhältnismäßig geringe Rolle spielt — jedenfalls eine weit geringere als auf nichtkanalisierten Fährten — ist eine längst bekannte Tatsache:

Erstens ist der Bonnetsche Fingerversuch auf den Heerstraßen unserer großen acervicolen (haufenbauenden) Formicaarten *(F. rufa* i. sp., *F. pratensis)* vollkommen negativ (Wasmann 112, Escherich 52). Die kurze Unterbrechung des globalen chemischen Komplexes kommt hier gegenüber den dominierenden topischen und besonders den visuellen Komponenten der Orientierung gar nicht in Betracht.

Aber noch mehr: In unmittelbarer Nestnähe konnten Huber (73) und Forel (58) sogar die ganze oberflächliche Bodenschicht rings um das Nest wegschaufeln, ohne daß die Ameisen *(F. rufa)* dadurch in ihrer Orientierung wesentlich gestört waren. Mit besserem Erfolge hat Forel (62, 67) später die Tiere durch Firnissen der Fazettenaugen mit schwarzem Lack zu desorientieren versucht: Die gefirnißten *Rufa* zeigten sich in der Tat in ihrer Orientierungsfähigkeit stark beeinträchtigt; immerhin waren sie imstande die Straße wenigstens eine Strecke weit — wiewohl unter häufigen seitlichen Abweichungen — nestwärts zu verfolgen. Demgegenüber zeigten sich *F. rufa,* denen Forel die Antennen amputiert hatte, vollständig unfähig, ihren Heimweg zu finden: Sie waren überhaupt nicht mehr zum Gehen zu bringen, sondern verharrten meist resigniert in irgendeinem Schlupfwinkel am Wege[1]).

[1]) Meines Erachtens beweist dieser Versuch allerdings noch keineswegs, daß der Geruchsinn (resp. die Fähigkeit der Verfolgung einer Geruchspur) auch für diese höheren Ameisen zum Finden des Weges an sich unentbehrlich ist, denn die Amputation der Antennen bedeutet für Ameisen jeder Spezies einen ungemein schweren Eingriff, der eine tiefgreifende Hemmung ihres gesamten Psychismus zur Folge hat.

Beweisend für die entscheidende Rolle der Lichtorientierung bei der Richtungsbestimmung auf Ameisenstraßen sind endlich Santschis Transportexperimente bei *Messor barbarus*, über welche wir in der Einleitung S. 14 f. referiert haben.

IV. Versuchsreihe: Transportexperimente auf Ameisenstraßen.

Ich habe das Experiment von Santschi auf Heerstraßen von *F. rufa* und *pratensis* zum Teil mit Modifikationen wiederholt und seine Resultate auch bei diesen psychisch hochstehenden Arten vollkommen bestätigt gefunden.

Nr. 21. Santschis Transportexperiment auf gleichgerichteten Heerstraßen.

23. August 4^h p. m. Heiß. Sonne ziemlich genau im Westen.

Auf einem $1^1/_2$ m hohen, von Süd nach Nord orientierten Talus (alte Artilleriestellung) liegen drei Zweignester N_1, N_2 und N_3 einer *Pratensis*-Kolonie in Abständen von 8 bis 15 m; sie sind durch stark frequentierte Heerstraßen verbunden. Von N_1 aus führt eine Straße noch etwa 5 m in nördlicher Richtung weiter und verliert sich dann im Gestrüpp (Fig. 14).

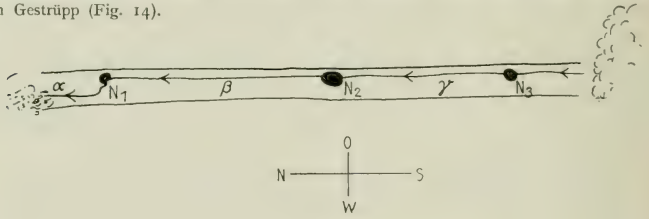


Fig. 14.

a) Eine Ameise, die mit einem toten Insekt auf der Strecke γ gegen N_2 wandert, wird auf der Strecke β versetzt. Sie geht ruhig nach N_1 weiter.

b) Eine Ameise wandert mit einer toten Fliege auf Strecke β gegen N_1. Transport auf Strecke α, 4 m nördlich von N_1. (Die Straße ist hier bereits undeutlich und stellt eigentlich mehr eine »Durchgangsstrecke« dar.) Die Ameise wandert in virtueller Orientierung weiter nordwärts, entfernt sich somit von N_1. Nach 20 cm gerät sie ins Gestrüpp, kehrt um, verläßt den Pfad und versucht vergeblich den steilen Talus zu erklimmen; sie kehrt auf den Pfad zurück und wendet sich dort abermals nordwärts, stutzt aber diesmal schon nach 15 cm und geht nun definitiv, wiewohl zögernd, südwärts.

c) Wiederholung dieses Versuchs mit ähnlichem Resultat: Die Ameise lief zunächst in virtueller Orientierung weiter, schien dann aber bald zu merken, daß sie falsch ging und kehrte um.

Nr. 22. Santschis Transportexperiment auf verschieden gerichteten Heerstraßen.

23. August, 5^h 15 p. m. Sonne West-Nordwest.

F. rufa i. sp. Von einem Riesenneste in einer Waldparzelle gehen zwei Hauptstraßen, eine nach Nordwesten, die andere nach Nordosten aus; beide stehen somit

ziemlich senkrecht aufeinander. Der ungebahnte Waldgrund (Hochwald) ist mit kurzem kriechendem Gewächs, stellenweise auch mit Unterholz bestanden. Beide Straßen liegen fast vollständig in Waldesschatten, doch schimmert der helle Westhimmel überall deutlich zwischen den Stämmen durch.

a) Eine Ameise wandert auf der Nordweststraße, etwa 50 m vom Nest entfernt, mit einem toten Insekt südostwärts. Ich transportiere sie in einer verschlossenen Schachtel auf die Nordoststraße, ungefähr 30 m vom Nest entfernt.

Resultat (Fig. 15a): Virtuelle Orientierung nach Südosten; die Ameise verläßt die Heerstraße und verirrt sich nach einem $2^1/_2$ m langen, stark schlängelndem Marsch durch den ungebahnten Waldgrund in einem dichten Gebüsch.

b) Transport einer Ameise (mitsamt ihrer Beute) von einem 30 m vom Nest entfernten Punkte der Nordoststraße auf die Nordweststraße, 50 m vom Nest.

Resultat (Fig. 15b): Virtuelle Orientierung nach Südwesten: Die Ameise überquert die Heerstraße und verläßt sie, stutzt zwar auf dem angrenzenden Moospolster und macht eine kurze Schleife, wandert dann aber, zögernd zwar und mit wiederholten Richtungsänderungen — im ganzen jedoch immer in südwestlicher Richtung — auf dem pfadlosen Waldgrunde weiter. Nachdem sie so ungefähr 2 m zurückgelegt hat, beschreibt sie ein langes Dreieck und kehrt um, erreicht einen Baumstumpf nahe der Heerstraße, trifft dort eine Gefährtin, kreuzt die Fühler mit ihr und überläßt ihr die Beute. Dann verliere ich sie unter dichtem Epheugerank aus den Augen.

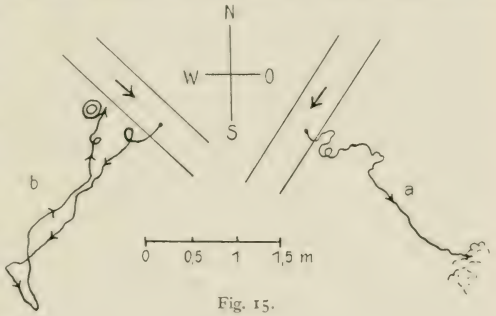


Fig. 15.

In diesen beiden Fällen erwies sich somit ein unbekannter Faktor als so dominierend für die Orientierung, daß ihm zuliebe sogar der gebahnte Pfad verlassen wurde. Daß dieser mächtige Orientierungsfaktor das Licht war, scheint zunächst — in Anbetracht des Umstandes, daß beide Heerstraßen im Waldesschatten lagen — wenig Wahrscheinlichkeit für sich zu haben; denn es erscheint in der Tat, auf den ersten Blick, nur schwer verständlich, wie die Ameisen es fertig bringen sollten, eine so diffuse Lichtquelle scharf auf umschriebene Sinnesflächen ihrer Retina zu lokalisieren und mit Hilfe dieser Lokalisation eine virtuelle Orientierung mit so bemerkenswerter Genauigkeit einzuhalten, wie es in unsern Fällen geschah.

Diese Schwierigkeiten — die Erklärung des Zustandekommens der virtuellen Orientierung im Waldesschatten — sind es nun ge-

rade, auf welche sich Cornetz heute hauptsächlich noch beruft, um seine Theorie des »absoluten Richtungssinnes« gegenüber den schwerwiegenden Einwänden Santschis aufrecht zu erhalten, indem er immer wieder aufs Nachdrücklichste betont, daß er die meisten seiner Versuche absichtlich im tiefen Dämmerlicht des Waldes ausgeführt habe, wo nach seiner Ansicht ein vollkommen diffuses Oberlicht herrschen soll, welches eine scharfe sinnliche Lokalisation und somit auch eine virtuelle Orientierung gar nicht gestatte. Ja, Cornetz (38) ging in seiner Gewissenhaftigkeit sogar so weit, noch ausdrücklich zu »beweisen«, daß die Ameisen die Sonnenstrahlen nicht etwa durch feste undurchsichtige Körper hindurch (Baumstämme u. dgl.) wahrzunehmen vermögen.

Trotzdem sind wir aus Gründen wissenschaftlicher Vernunft genötigt, der Lichttheorie von Santschi auch hier so lange den Vorzug vor der erkenntnistheoretisch unhaltbaren Theorie von Cornetz zu geben, bis uns das Gegenteil direkt und einwandfrei bewiesen wird. Meines Erachtens sind indessen die Gegengründe, die Cornetz bis heute vorgebracht hat, bei näherem Zusehen keineswegs stichhaltig[1])! Zunächst vermissen wir bei Cor-

[1]) In seinen neuesten Arbeiten (40, 41, 43), die mir erst nach Abschluß meines Manuskriptes zu Gesicht kamen, bringt Cornetz allerdings einige Einwände und namentlich neue Beobachtungstatsachen gegen Santschis Lichtkompaßtheorie vor, die einer ernsteren Berücksichtigung wert sind und deren theoretische und experimentelle Widerlegung zum Teil größere Schwierigkeiten machen dürfte. Da mir indessen zurzeit — inmitten des nordischen Winters — jede Gelegenheit zur Nachprüfung dieser neuen Experimente fehlt, so muß ich mich an dieser Stelle vorläufig auf wenige theoretische Bemerkungen zu denselben beschränken:

1. Zunächst ist anzuerkennen, daß Cornetz neuerdings — gedrängt durch Santschis Einwände — sich überall bemüht, bei seinen Versuchen den Beleuchtungsverhältnissen genauer Rechnung zu tragen. Er benutzt zu diesem Zwecke den Schatten eines senkrecht über den Boden gehaltenen Spazierstockes als Indikator der Lichtrichtung und stellt mit Hilfe dieser einfachen Methode fest, daß die Zone der relativ stärksten Lichtfülle (am Horizonte) auf von Bäumen u. a. Objekten beschattetem Terrain von Stelle zu Stelle wechselt, ja oft derjenigen im Sonnenschein geradezu entgegengesetzt sein kann. Da nun — so schließt Cornetz fäschlich — die aus dem Sonnenschein in den Schatten transportierten Ameisen trotzdem ihre Orientierung unverändert beibehalten, so kann diese Orientierung nicht wie Santschi vermutet, auf Grund der noch übrigbleibenden nächsthelleren Zonen des Horizontes erfolgen. Daß Cornetz hier eine kleine Konfussion begeht, indem er quantitative Differenzen der Lichtstärken ohne weiteres einer qualitativen Änderung der Lichtrichtung gleichstellt, ist ihm jüngst wiederum von Santschi (98a) entgegengehalten worden. Ich glaube aber, wir brauchen hier nicht einmal so weit zu gehen, denn auch das einzige Experiment, das Cornetz hier anführt, scheint mir gerade nicht sehr glücklich gewählt zu sein! Er transportierte nähmlich (41) eine Anzahl *Cataglyphis* aus der Sonne an einen schattigen Ort, wo sein Stock diffuses Licht anzeigte:

netz jede nähere Mitteilung darüber, wie die Beleuchtungsverhältnisse bei seinen Experimenten im einzelnen waren — namentlich darüber, ob in den »Wäldern«, wo er experimentierte, der Horizont seitlich zwischen den Stämmen durchschimmerte (wie das bei unsern Versuchen der Fall war) oder

Dieses diffuse Licht kam in diesem Falle wahrscheinlich so zustande, daß eine weißgetünchte Mauer, welche gerade vor den Ameisen lag, die vom Nordosthimmel reflektierten Lichtstrahlen abermals in intensiver Weise — also diesmal entsprechend der reellen Richtung der Sonnenstrahlen — auf den Boden zurückwarf! Weshalb transportierte Cornetz seine Ameisen denn nicht an einen Ort, wo die Richtung der reflektierten Lichtstrahlen derjenigen der Sonnenstrahlen wirklich entgegengesetzt war?

2. Schwieriger ist die folgende Beobachtung zu deuten: Cornetz (40) etablierte bei *Tapinoma erraticum* eine Fährte, welche vom Nest in nördlicher Richtung zu einem Haufen toter Insekten führte. Als gegen hundert Ameisen an der Beute waren, unterbrach Cornetz die Fährte und stülpte einen großen metallenen Deckel über den Beuteplatz auf den Sand. Nach einiger Zeit gruben sich die *Tapinoma* unter dem Rande des Deckels ins Freie durch, und zwar merkwürdigerweise trotz der vollständigen Finsternis, die im Inneren herrschen mußte, sämtlich auf der Südseite des Deckels, fast genau entsprechend der Stelle, wo die Fährte früher durchgeführt hatte! Nun variierte Cornetz das Experiment in der Weise, daß er die Unterlage mit den Ameisen zunächst einige Meter weit auf anderes Terrain transportierte und erst dann mit dem Deckel bedeckte; — die Unterlage wurde zudem noch gedreht (um wieviel Grad?). Auch jetzt kamen die Ameisen in 9 von 10 Fällen auf der Südseite des Deckels zum Vorschein, — allerdings ohne diesmal so exakt nach Süden orientiert zu sein (in einem Sektor von ungefähr 90°). — Nur in einem Falle gruben sie sich auf der Ostseite aus.

Dieser Erfolg ist allerdings verblüffend! — ich bin aber überzeugt, daß sich der Fall bei ruhiger Überlegung und näherer experimenteller Analyse auf ganz natürliche Weise aufklären wird, ohne daß wir selbst hier nötig hätten, unsere Zuflucht zu der transzendentalen (d. h. die menschlichen Vernunftgesetze übersteigenden!) Hypothese eines absoluten Richtungssinnes zu nehmen. Eine Erklärung wäre z. B. die, daß im Momente als Cornetz den Deckel über die Unterlage stülpte, schon einige Ameisen in virtueller Orientiernng unterwegs waren und daß dann die übrigen der Geruchsspur dieser Individuen folgten und dieselbe (mittels kinaesthetischer Richtungseinhaltung) einfach in gerader Linie bis zum Rande des Deckels verlängerten.

3. Im weiteren wundert sich Cornetz immer wieder darüber, wie es Ameisen fertig bringen, zu einem am Morgen besuchten Beuteplatz abends wieder zurückzukehren — trotz veränderter Lichtrichtung und trotz vollständiger (künstlicher) Veränderung des Terrains. Auch hier wieder weiß sich Cornetz keinen anderen Rat, als zur »Erklärung« dieser Tatsache eine supranaturalistische Hypothese, nämlich die Möglichkeit einer Engraphie eines absoluten Richtungsengramms herbeizuziehen. Er vergißt aber dabei vollständig, daß sich die visuellen Fähigkeiten auch schwachsichtiger Ameisen nicht einzig auf jenen allgemeinen »Lichtsinn« beschränken, sondern daß diese Tiere sehr wohl auch entfernte größere Objekte (Bäume, Sträucher, Häuser) wahrzunehmen und sich nach solchen zu orientieren vermögen; — ein Faktum, auf das ja auch Santschi in seinen Arbeiten wiederholt hingewiesen hat.

nicht —; denn mit der allgemeinen Bemerkung »im Waldesschatten« ist hier gar nichts anzufangen. Ich kenne die Gehölze in der Umgebung von Algier aus eigener Anschauung und weiß, daß diese Eukalyptusbestände wohl kaum irgendwo (wo überhaupt noch Ameisenkolonien darin hausen) so dicht und ausgedehnt sind, daß der Horizont nicht wenigstens in einer Richtung zwischen den Stämmen sichtbar wäre: Sobald dies aber zutrifft, werden die Ameisen natürlich selbst bei gänzlicher Abwesenheit direkten Sonnenlichts stets in der Lage sein, wenigstens die groben (und auch für unser Auge sehr deutlichen) Helligkeitsunterschiede des Horizontes in den verschiedenen Himmelsrichtungen wahrzunehmen.

Wenn nun auch auf Ameisenstraßen die Orientierung nach dem Lichteindruck sowohl in Santschis wie in meinen Experimenten weitaus überwog, so wäre es doch grundfalsch hieraus schließen zu wollen, daß die globalen visuellen, topischen und topochemischen Komplexe der kanalisierten Straße selbst für die Orientierung auf solchen Straßen überhaupt belanglos seien. Denn unsere Ameisen merkten doch, nachdem sie die Heerstraße verlassen hatten, sehr bald, daß die Sache nicht ganz stimme; sie zögerten, gingen im Zickzack und im Falle b erfolgte nach einem Marsche von 2 m, welcher das Tier immer tiefer in das weglose Gestrüpp hineingeführt hatte, schließlich die Umkehr. Aber die Tatsache, daß überhaupt die Straße verlassen wurde, zeigt doch, eine wie überraschend kleine Rolle eigentlich der Geruchssinn bei der Orientierung dieser höheren Ameisen, welche vorwiegend Gesichtstiere sind, spielt; — ich glaube kaum, daß der Versuch bei einem Geruchstier wie *L. fuliginosus* auch nur andeutungsweise so ausfallen würde!

Des weiteren geht aus unseren wie aus Santschis Versuchen hervor, daß die betreffenden Individuen die andere Heerstraße der gleichen Kolonie, auf welche sie versetzt wurden, offenbar nicht im individuell mnemischen Sinne kannten, denn sonst hätten sie sich darauf zurechtgefunden und die neue Straße ohne weiteres in der Richtung zum Neste weiterverfolgt. Darf aber hieraus geschlossen werden, daß Ameisen überhaupt unfähig sind, auf ihren Heerstraßen auch differente visuelle oder topochemische Einzelengramme, sogenannte »Wegbilder«, aufzunehmen? Noch nicht! Denn da nach Lubbocks Beobachtungen unter den Arbeitern einer Kolonie weitgehende Arbeitsteilung im Sinne einer Spezialisierung bestimmter Individuen auf ganz bestimmte Verrichtungen

besteht, so ist es wahrscheinlich, daß die gleiche Ameise wochen- und monatelang immer dieselbe Straße ihrer Kolonie begeht, sodaß sie natürlich nur von dieser einen eine gewisse Anzahl sukzessiv assoziierter Einzelengramme aufnehmen kann, während ihr alle übrigen Straßen der Kolonie im einzelnen gänzlich unbekannt bleiben. Um also die Frage zu entscheiden, müßte man den Versuch auf einer Ameisenstraße wiederholen, die vom Neste aus sukzessive in zwei verschiedenen (z. B. rechtwinkligen) Richtungen verläuft und nun so vorgehen, daß man ein Individuum von dem einen Schenkel dieser Straße auf den zweiten (z. B. näher nestwärts) versetzt: Ich bin überzeugt, daß unter solchen Umständen keine virtuelle Lichtorientierung erfolgen würde, indem das Tier an irgendwelchen Indizien erkennen würde, daß es sich jetzt auf dem zweiten Abschnitte der gleichen Straße befindet. Leider hatte ich bisher aus äußeren Gründen noch nicht Gelegenheit, diesen ergänzenden Versuch zu machen. Im übrigen würde aber auch das Fehlschlagen desselben noch keineswegs beweisen, daß Ameisen überhaupt unfähig sind, sukzessiv assoziierte Wegbilder aufzuspeichern, denn da auf Heerstraßen die globalen topischen, topochemischen und visuellen Komplexe, im Verein mit einem sinnlich reversiblen Lichtengramm unter gewöhnlichen (d. h. natürlichen) Umständen zur Orientierung vollständig ausreichen, so wäre eine solche Detailengraphie ja gar nicht notwendig. Bekanntlich betätigen aber die Ameisen (wie Insekten überhaupt) ihre plastischen Fähigkeiten nur im Bedürfnisfalle und auch dann nur soweit es unbedingt notwendig ist. Wir werden im Abschnitt über die Orientierung auf Einzelwanderung auf diese prinzipielle Frage noch ausführlich zurückzukommen haben.

Zusammenfassung über die Orientierung auf Ameisenstraßen.

1. Die Orientierung auf Ameisenstraßen erfolgt auf Grund synchron assoziierter einphasiger (globaler) Komplexe.

2. Die relative Richtungsbestimmung erfolgt (bei den relativ gut sehenden Arten: *F. rufa*) vermittelst eines globalen Lichtengramms, wogegen die topochemischen und visuellen Komplexe der Straße den Marsch lediglich kanalisieren (Santschi).

3. Ob neben den globalen Komplexen auch sukzessiv assoziierte Einzelengramme aufgespeichert werden, bleibt unentschieden.

C. Die Orientierung auf Durchgangsstrecken.

Eine »Durchgangsstrecke« (Terrain de parcours von Cornetz) entsteht dann, wenn zahlreiche Ameisen, ohne sich auf der Spur zu folgen, einen bestimmten Terrainabschnitt gewohnheitsmäßig in der gleichen Richtung durchstreifen; die von den einzelnen Individuen beschriebenen Wegkurven decken sich dabei nicht, sondern verteilen sich über eine relativ (1 bis 2 m) breite bandförmige Zone. Am besten kann man diesen Modus der Wanderung bei solchen Arten studieren, die weder befähigt sind, einander auf der Spur zu folgen, noch die Gewohnheit haben, zu ihren Futterplätzen gebahnte Straßen anzulegen, die aber doch bei ihren Unternehmungen eine gewisse Gemeinschaftlichkeit des Vorgehens bekunden. Unter den Arten der Gattung *Formica* gehört hierhin besonders *F. sanguinea*, die sklavenhaltende blutrote Raubameise, mit welcher auch die meisten der nachfolgenden Versuche angestellt wurden.

V. Versuchsreihe: Desorientierung durch Terrain-Veränderungen.

Nr. 23. *F. sanguinea*. Großer Sandplatz im Garten (Fig. 16). Zwischen dem Hauptnest N und den Zweignestern N_1 und N_2

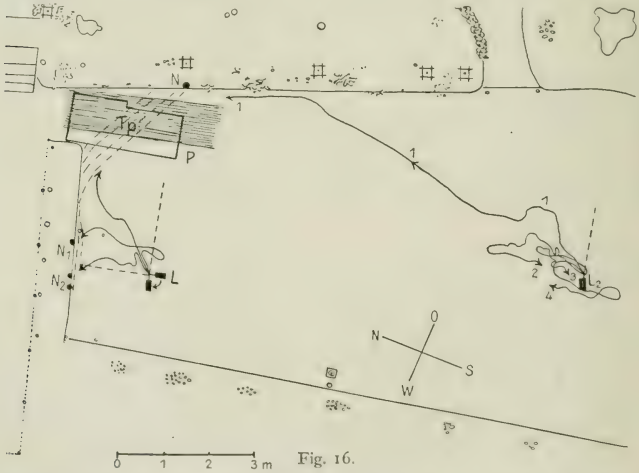


Fig. 16.

besteht ein lebhafter Verkehr, der in erster Linie der sogenannten »Rekrutierung« gilt, indem jede der beiden Ansiedlungen möglichst viele Einwohner für sich zu gewinnen sucht. Der Verlauf

der Durchgangsstrecke (Tp) ist durch Striche angedeutet. Sie folgt (von N_1, N_2 an) zuerst der Beeteinfassung und überquert dann den Sandplatz schräg in der Richtung N.

a) 18. Juni 1913, 7^h p. m. Schwül, windstill, Sonne tief am Horizont, Tp. größtenteils im Schatten.

Die mit spärlichem Sande bedeckte Durchgangsstrecke wird bei Tp. in großer Ausdehnung mit dem Wasserstrahle abgeschwemmt. Die feuchte Zone (in der Figur schraffiert) ist etwa 1 m breit und reicht bis 20 cm an N heran.

Resultat: Alle von N_1 N_2 kommenden Ameisen kehren um, sobald sie in die feuchte Zone kommen (die meisten sogar schon 20 bis 30 cm vorher!) und suchen dann lange Zeit nach einem Übergang, wobei sich einige allmählich weiter vorwagen und endlich glücklich hinübergelangen. Eine Trägerin kehrt, nach wiederholten Versuchen die Zone zu überschreiten, schließlich definitiv nach N_2 zurück. Auf beiden Seiten entsteht eine Stauung; von N aus ist es überhaupt noch keiner Ameise gelungen, hinüberzukommen.

b) Ich fange eine *sanguinea* bei N und setze sie mitten auf das nasse Feld. Sie dreht sich während zehn Minuten beständig im Kreise herum. Alle Ameisen, die ich früher vom Neste weg auf die trockene Durchgangsstrecke gesetzt hatte, waren stets nach ganz kurzen Umwegen nach N zurückgelaufen.

Unterdessen hat sich der Verkehr über die feuchte Zone wieder hergestellt.

c) *α*) Ich maskiere die leuchtend weiß blühenden Nelken in der Umgebung von N mit meinem Rock und stelle mich gleichzeitig vor N auf. Alle von N_1, N_2 nach N unterwegs begriffenen Ameisen gehen ruhig weiter, doch weichen jetzt alle von der direkten Richtung auffallend weit nach links ab und erreichen die Einfassung etwa 1 bis $1^1/_2$ m zu weit links von N (an einer Stelle, wo ein kleinerer, unmaskierter Nelkenstock mit Blüten steht). Am Fuß der Beeteinfassung angekommen, korrigieren sie die Abweichung sofort nach rechts und erreichen N hinter mir.

β) Ich postiere mich seitwärts von Tp (so daß der Blick nach N für die Ameisen frei ist), lasse aber die Nelkenstöcke bedeckt: Nun gehen alle Ameisen direkt nach N.

Der Umweg nach links war somit nicht durch die Maskierung der Nelken veranlaßt, sondern durch die Wahrnehmung meiner Person, welche die Ameisen erschreckt oder beunruhigt hatte. Daß sich die Tiere beim Überqueren des Sandplatzes nicht nach den weißen Nelken orientierten, geht übrigens auch daraus hervor,

daß sie die Richtung nach N vor und nach der Blütezeit der Nelken genau so gut einhielten wie während dieser Zeit.

d) 20. Juni 5^h p. m., heiß, im Sonnenschein.

Die spärliche oberflächliche Sandschicht der Durchgangsstrecke wird bei Tp in einer Ausdehnung von 1,5 × 0,5 m mit der Schaufel weggekratzt.

Resultat: Die meisten der aus beiden Richtungen ankommenden Ameisen zögern sichtlich; einige (namentlich Träger) überschreiten die Zone langsam, vorsichtig und stark schlängelnd, andere (darunter auch Träger) kehren wiederholt um und wagen den Übergang erst beim zweiten oder dritten Versuch oder gar nicht. Eine Minderzahl geht indessen ohne sichtliche Zeichen von Verwirrung hinüber. Im allgemeinen schienen die Träger von der Veränderung weniger Notiz zu nehmen als die leergehenden Ameisen.

Ende Juni ließ ich den ganzen Platz mit einer 5 cm tiefen Schicht feinen Sandes bedecken. Der Verkehr zwischen Hauptnest und Zweignestern stellte sich schon am Abend des gleichen Tages wieder her.

e) 4. Juli nachmittags. Sonnenschein (oft vorübergehend bewölkt), mäßig heiß, windstill.

Die Durchgangsstrecke wird in ganzer Ausdehnung, von N bis N_1 N_2 mit dem Besen gewischt. Durch dieses Manöver werden also allfällig vorhandene Geruchsspuren durch die Überwerfung der Sandschichten vollständig verwischt, ohne daß an der allgemeinen Topik der Strecke etwas geändert wird.

Resultat: Keine Verkehrsstörung! Keine einzige der nach beiden Richtungen abgehenden Ameisen zeigt die geringste Spur von Verwirrung oder kehrt gar um.

f) (Kontrollversuch.) Nun wird in der Mitte der Durchgangsstrecke ein zirka $1^1/_2$ m langer und 40 cm breiter Bodenstreifen vollkommen vom Sande entblößt, so daß auf beiden Seiten ein kleiner Sandwall entsteht.

Resultat: Zwei Träger (der eine von N, der andere von N_1 kommend) überschreiten die nackte Zone ohne Zögern, wiewohl in etwas verlangsamtem Tempo. Zwei leere *Sanguinea* von N_2 stutzen vor dem Wall und kehren um, desgleichen eine leere S. von N. Eine andere von N sucht das Hindernis nach rechts zu umgehen und überschreitet es schließlich nahe am Ende stark schlängelnd, zögernd, fortwährend den Boden mit den Fühlern prüfend. Eine S. von N_2 gerät vor dem Walle in sichtliche Aufregung, überschreitet die Zone in rasendem Tempo schräg nach rechts, kehrt wieder um, überquert sie abermals, diesmal ruhig und quer, und geht dann nach N weiter. Nach 5 Minuten stutzen noch immer

die meisten Ameisen vor der Zone, mit alleiniger Ausnahme der Träger, die ohne weiteres hinübergehen. (Das erklärt sich sehr einfach daraus, daß die Träger die verdächtige Zone alle schon einmal in leerem Zustande passiert haben und sie daher bereits kennen.) —

In der Folge wurde der Verkehr auf der Durchgangsstrecke allmählich eingestellt, da die Zweignester N_1 und N_2 eingingen. Um ihn wieder zu beleben leerte ich am 26. August einen Sack voll *Sanguinea* der gleichen Kolonie (aus dem Walde) bei N_2 aus. Die Trägerei begann richtig schon am nächsten Tage und war am 28. August bereits in vollem Gange.

g) *α*) Fabres Papierexperiment auf der Durchgangsstrecke.

29. August, 1^h 30′ p. m. Im Sonnenschein, heiß, windstill. Die Strecke wird in einer Breite von 0,9 m und in einer Länge von 2,5 m mit hellbraunem Packpapier bedeckt. (Das Polygon der Fig. 16, S. 116.)

Resultat: Die Verkehrsstörung ist gering; viele Träger überschreiten das Papier gleich anfangs ohne weiteres, und nach einer Viertelstunde geht der Umzug über das Papier wie vorher über den Sand.

In der Nacht vom 29./30. August regnet es.

β) 30. August, 2^h 30′ p. m. Sonnenschein. Auf dem Papier haben sich zahlreiche Wasserpfützen gebildet, zwischen welchen die Ameisen sich hindurchschlängeln.

Ich entferne plötzlich alles Papier (der Sandboden darunter ist stellenweise feucht, aber nicht naß). Einen der Papierbogen lege ich bei P neben Tp auf den Sand.

Resultat: 1. Die Verkehrsstörung ist eine viel bedeutendere und nachhaltigere als nach dem Hinlegen des Papieres.

2. Sie ist größer von seiten der von N nach N_1 N_2 wandernden (leergehenden) Ameisen, als von seiten der nach N zurückkehrenden Träger, und dauert auch länger in der ersteren Richtung: — offenbar wieder aus demselben Grunde wie beim Versuche f.

3. Zahlreiche Ameisen werden (jedoch nur von N aus!) nach dem seitwärts ausgebreiteten Papier abgelenkt; sie betreten dasselbe, untersuchen es lange, kehren um und biegen endlich wieder in Tp ein.

Der Versuch zeigt aufs schönste, wie rasch die Ameisen neue Gewohnheiten ausbilden und wie rasch und vollständig diese neuen

sekundären Automatismen die früheren verdrängen, so daß selbst die Wiederherstellung der früheren Verhältnisse nach kurzer Zeit schon als Störung wirkt.

Zusammenfassung der Resultate der V. Versuchsreihe.

1. *F. sanguinea* wird auf ihren Durchgangsstrecken selbst durch Wischen des Bodens in ganzer Ausdehnung (wobei allfällig vorhandene Geruchsspuren sicher vollständig zerstört werden) nicht im mindesten beirrt.

2. Dagegen wird ihre Orientierung durch gröbere Veränderungen der allgemeinen topischen und chemischen Beschaffenheit des Bodens wesentlich gestört, jedoch nicht in bezug auf die Fähigkeit die Richtung einzuhalten. In diesem Punkte stimmen somit meine Versuche mit den von Forel (59) und Fabre (55 a) an *Polyergus* gemachten Beobachtungen, sowie mit denjenigen Fieldes (57) vollständig überein.

3. Beladene Ameisen, die im freien Gebrauche ihrer Antennen behindert sind, scheinen solche Veränderungen im allgemeinen weniger zu bemerken als leergehende: Sie orientieren sich fast ausschließlich mit Hilfe ihres Gesichtssinnes, während bei den *Lasius* wie wir sahen, eine Behinderung im freien Antennengebrauch eher das Gegenteil zur Folge hat, nämlich vermehrte Aufmerksamkeit bei der Verfolgung der Geruchsspur.

4. Die Einhaltung der Richtung ist unabhängig von der Wahrnehmung kleinerer Objekte der nächsten Umgebung.

VI. Versuchsreihe: Desorientierung ohne Terrainveränderungen.

Nr. 24. Wasmanns Versuch: Eine Ameise wird von der Durchgangsstrecke abgefangen und in eine Schachtel gesperrt. Die Schachtel wird während 5 Minuten nach allen Richtungen rotiert; dann wird das Tier an der gleichen Stelle der Durchgangsstrecke wieder freigelassen.

Ich habe diesen einfachen Versuch unzählige Male an *F. rufa, sanguinea, fusca, cinerea, rufibarbis* (mit der obigen Modifikation) ausgeführt; — stets mit dem gleichen

Resultat: Die Tiere sprangen aus der Schachtel und liefen sofort in der früheren Richtung weiter.

Ich brachte die oben angegebene Modifikation (das Drehen in einer Schachtel) deshalb an, um die (übrigens von vornherein sehr unwahrscheinliche) Möglichkeit einer kinaesthetischen Orien-

tierung — etwa so, daß die Tiere die während der Fixierung sukzessive eingenommenen Körperstellungen aufeinander beziehen würden — mit Sicherheit ausschließen zu können. Allein es hätte so vieler Vorsicht gar nicht bedurft, denn wie auch Wasmann (112) sehr richtig bemerkt, benehmen sich die Ameisen während der Fixierung in den Fingern des Beobachters sehr ungezwungen: — sie strampeln und beißen wütend um sich, bespritzen den Finger mit Gift, kurz, es fällt ihnen gar nicht ein, etwa ängstlich auf die sukzessive eingenommenen Körperstellungen zu achten.

Da wir ferner durch die vorhergehenden Versuche bewiesen haben, daß die *Formica* sich auf Durchgangsstrecken nicht mit Hilfe des Geruchssinnes orientieren, so kann die prompte Wiederaufnahme der früheren Richtung beim Wasmannschen Versuch auch nicht auf dem topochemischen Gedächtnis im Sinne Forels, sondern in der Tat nur auf Gesichtswahrnehmungen beruhen. Zu dem nämlichen Resultate ist auch Wasmann gekommen, nur meint dieser Forscher, daß die assoziierten Geruchs- und Gesichtsbilder des Weges an sich noch nicht ausreichen um das »instinktive Richtungsbild« (wie er es nennt) zu erzeugen, sondern daß dazu außerdem noch eine simultane Assoziation mit den während der wiederholten Zurücklegung des betreffenden Weges evolvierten Muskeleindrücken, m. a. W. also das »Muskelgedächtnis«, erforderlich sei. Wir glauben dagegen diese Hilfshypothese recht wohl entbehren zu können. Wasmann kam zu derselben wohl in erster Linie auf Grund seiner Beobachtung an jenen *Sanguinea*, die nach Störung des neuen Nestes unverzüglich in der Richtung ihres alten, 18 m entfernten Nestes aufbrachen (vgl. Einleitung S. 8). Nun hat aber Cornetz (37) durch einen ähnlichen Versuch bei *Myrmecocystus* (*Cataglyphis*) neuerdings gezeigt, daß man auch den Hauptausgang des neuen Nestes in ganzer Ausdehnung zerstören kann, ohne daß den Ameisen hierdurch das Aufbrechen nach der richtigen Seite unmöglich gemacht wird, m. a. W., daß dieser Aufbruch in der Richtung des alten Nestes nicht etwa darauf beruhen kann, daß die Ameisen sich beispielsweise erinnern würden, daß sie vom Nestausgang an nach links oder rechts zu gehen haben. Woher weiß ferner Wasmann, daß die Tiere sich bei seinem *Sanguinea*-Versuche nicht nach irgendeinem entfernten großen Objekte[1], etwa einem Baume,

[1]) Die Orientierung nach der Lichtquelle ist hier natürlich deshalb ausgeschlossen, weil das Experiment mit dem gleichen Erfolge zu jeder beliebigen Tageszeit ausgeführt werden kann (vgl. auch S. 113, Punkt 3 der großen Anmerkung).

orientieren? Ein solcher wäre doch wohl auch im dichten Gras oder Gestrüpp wenigstens streckenweise, in Intervallen, sichtbar. Es wäre von Interesse gewesen, wenn Wasmann bei der gleichen Kolonie auch den entsprechenden Forelschen Versuch (siehe unten) gemacht, d. h. wenn er eine Ameise an irgendeinem Punkt in der Kontinuität der Durchgangsstrecke ausgesetzt hätte. —

Transportversuche auf Durchgangsstrecken (Fig. 17).

Eine am 12. Mai in den Garten verpflanzte Kolonie von *F. rufa* ist seit dem 15. Mai im Umzug begriffen. Die Durch-

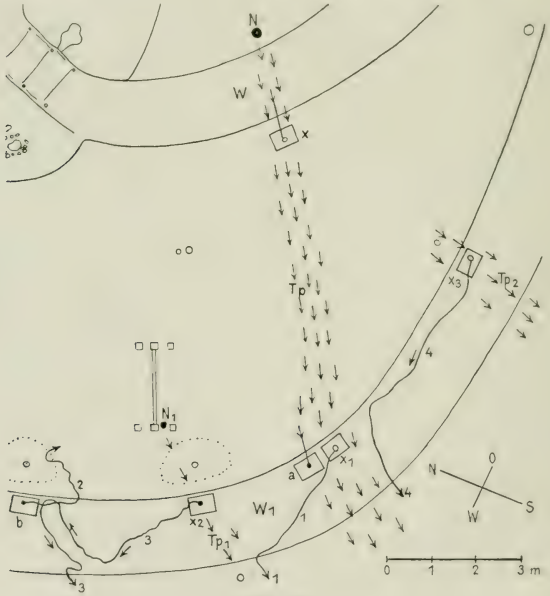


Fig. 17.

gangsstrecke führt von N (am Rande eines Rasenplatzes) quer über einen Kiesweg W, durchzieht dann eine Wiese in südwestlicher Richtung, kreuzt abermals einen Kiesweg W_1 und verläuft dann über den nackten Erdboden zwischen Johannisbeersträuchern zur Südecke des Gartens, wo die Tiere im Nachbargute, das ihnen offenbar bessere Existenzbedingungen bietet, verschwinden.

Nr. 25. Forels Versuch (60): Vor- und Rückversetzung auf der Durchgangsstrecke. 16. Mai vormittags.

Ich lege bei x, nahe dem Rande des Kiesweges W, einen grünen Linoleumteppich auf das Tp und warte bis eine Ameise (Trägerin) darüber läuft, dann fixiere ich sie (an der mit einem kleinen Ring bezeichneten Stelle) mittels einer kleinen runden Schachtel und trage den Teppich rasch nach der neuen Stelle.

a) Transport auf einen distaleren Punkt der Durchgangsstrecke (Fig. 17, 1). Ein Träger wird in der angegebenen Weise fixiert und nach x_1 an den Rand des Kiesweges W_1, 7 m weiter südwestlich, transportiert.

Resultat: Die Ameise behält die frühere Richtung nicht bei (also keine virtuelle Orientierung!), sondern weicht sofort stark nach Westen ab und verläßt die Durchgangsstrecke, scheint sie somit an der distaleren Stelle nicht als solche zu erkennen. Sie überschreitet den Kiesweg sehr stark schräg, gelangt 3 m weiter westlich an die Einfaßsteine des Johannisbeerbeetes und biegt erst jetzt plötzlich rechtwinklig in die frühere Richtung um. Es besteht an dieser Stelle eine zweite, aber sehr spärlich begangene Durchgangsstrecke, die von einem kleinen Zweigneste N_1 herkommt.

b) Rückversetzung auf einen schon durchlaufenen (proximaleren) Punkt der Strecke.

Mehrere Ameisen werden von x_1 nach x oder auf den Kiesweg W zurückversetzt: Alle durchlaufen die Strecke $x - x_1$ in derselben Richtung und ohne seitlich abzuirren zum zweiten Male und setzen dann die Reise wie gewohnt fort.

Nr. 26. Seitlicher Transport neben die Durchgangstrecke (Piéronscher Versuch).

a) 16. Mai vormittags. Schwül, Sonnenschein. Eine Trägerin betritt den Teppich bei a. Ich trage den Teppich rasch nach b, 6,25 m nordwestlich von Tp, ohne die Ameise zu fixieren (Fig. 17, 2).

Resultat: Schon während des Transportes korrigiert die Ameise auf dem Teppich die seitliche Abweichung und behält diese südöstliche Orientierung auch nach Verlassen desselben auf dem Kieswege W_1 noch 1 m weit bei; dann tritt sie in die Wiese ein und verirrt sich vollständig in unregelmäßigen exzentrischen Kurven. (Nur der Anfang gezeichnet.)

Der Versuch zeigt, daß eine (in aktiver Progression begriffene) Ameise die Richtung eines seitlichen Transportes unter Umständen wahrnehmen kann und dann mit mehr oder weniger Erfolg bestrebt ist denselben auszugleichen.

b) Eine Ameise wird von x_1 3 m nordwestlich nach x_2 transportiert und während des Transportes mit der Schachtel bedeckt (Fig. 17, 3).

Resultat: Diese Ameise korrigiert die seitliche Verschiebung nicht, wie ihre freigebliebene Kollegin vom vorhergehenden Versuche; sie behält aber auch ihre frühere Richtung nicht bei, sondern geht auf dem Kieswege zunächst noch $2^1/_2$ m schräg weiter nordwestwärts, beschreibt dann einen steilen Bogen, der sie nach dem Wiesentalus zurückführt, und geht von da (nach Ausführung einer kleinen Schleife) entschlossen quer über den Kiesweg und tritt in unregelmäßig nach links ausschweifender Kurve ins Johannisbeerbeet ein.

Auch hier, wie man sieht, keine virtuelle Orientierung, sondern eine merkwürdige Orientierungsstörung, über deren Ursache wir uns unten noch näher aussprechen werden.

c) Bei Tp_2 hat sich mittlerweile ein zweiter, sehr starker Strom umziehender Ameisen gebildet.

Eine Trägerin wird bei x_1 mittels der Schachtel auf dem Teppich fixiert und nach x_3 auf Tp_2 getragen (Fig. 17, 4).

Resultat: Die Ameise gleicht die ganze, 4 m betragende, seitliche Abweichung prompt nach Westen aus und gelangt wieder auf Tp zurück, wo sie sofort in die frühere Richtung einbiegt. Sie hat somit die Durchgangsstrecke 2 nicht als gleichwertig mit Tp erkannt (vielleicht war sie früher immer auf Tp zum Neste zurückgegangen).

Wie konnte sie aber die seitliche Verschiebung wahrnehmen, trotzdem sie während des Transportes in der Schachtel eingeschlossen war? Etwa durch den Glasdeckel hindurch? Das erscheint mir äußerst unwahrscheinlich.

Das Gemeinsame an diesen drei Versuchen ist die merkwürdige Tatsache, daß hier nach dem Transport in keinem Falle (wenigstens zunächst nicht) eine virtuelle Orientierung stattfand. Es kann somit von einer unbedingten Gültigkeit der Cornetzschen Konstanzregel im Sinne einer stumpfsinnigen Einhaltung der primären Richtung nach seitlichem Transport keine Rede sein. Vielmehr sprechen diese Versuche nach meiner Ansicht ganz entschieden dafür, daß sich die *F. rufa* bei diesem Umzuge nach stabilen entfernten Gesichtswahrnehmungen orientierten, und zwar müssen diese visuellen Merkmale für die verschiedenen Strecken des Parcours ganz verschiedene gewesen sein.

d) Kontrollexperiment. Ein Träger wird bei x in der gewohnten Weise fixiert und der um 90° gedrehte Teppich auf einen 19,5 m (Luftlinie) entfernten Punkt einer nördlich gelegenen Wiese getragen. Der Platz x der Durchgangsstrecke liegt im Sonnenschein, während der neue Ort sich im Schatten hoher Bäume befindet; auch ist die nördliche Wiese mit einer andern, kürzeren Grasart und mit Klee bewachsen.

Resultat: Die Ameise überschreitet den Teppich in virtueller Orientierung, biegt aber, sobald sie ins Gras kommt, aus der Richtung ab, umkreist den Teppich und beschreibt eine 7 m lange Spirale mit anfänglich deutlicher Tendenz zu virtueller Orientierung; dann beginnt eine regellose exzentrische Kurve.

Nr. 27. Der Drehteppichversuch (Santschis »expérience du carton tournant«).

Dieser Versuch, der, wie Santschi richtig bemerkt, eigentlich nichts anderes ist als Lubbocks Drehscheibenversuch im Freien, wurde von mir (unabhängig von Santschi und vor dem Erscheinen seiner Arbeit [Juni 1913]) im Mai 1913 mit dem gleichen Resultate bei *F. rufa* ausgeführt.

16. Mai 9^h 30, a. m. Sonnenschein, schwül, Wind aus Südwest.

Ich lege einen alten 58 × 48 cm messenden grünen Linoleumteppich bei x (siehe Fig. 17, S. 122) nahe dem Kieswege W auf die Wiese, durch welche meine auswandernden *F. rufa* hindurchziehen. Es dauert nicht lange, so spazieren die *Rufa* namentlich die Träger über den Teppich wie über einen gleichgültigen Gegenstand. Nun mache ich folgende Experimente:

a) Ich fixiere verschiedene Träger vermittelst meiner runden Schachtel auf dem Teppich, drehe diesen um 90 bis 180° und lasse das Tier wieder frei: Alle Ameisen setzen ihren Weg in der bisherigen Richtung fort; bei Drehung des Teppichs um 90° verlassen sie denselben somit auf der Schmalseite, bei Drehung um 180° auf der gleichen Seite wo sie ihn betreten haben.

b) Ich drehe den Teppich rasch um 90°, während eine Ameise darüber hinläuft. Das Tier korrigiert die Drehung im selben Maße als gedreht wird, beschreibt somit auf dem Teppich einen reellen Viertelskreis in entgegengesetzter Richtung und behält so ihre Richtung im Raume fast mathematisch genau bei.

c) Drehung des Teppichs um 180° (im Sinne des Uhrzeigers): Das Tier behält die Richtung indem es gegen den Uhrzeiger dreht und somit einen reellen Halbkreis auf der Unterlage beschreibt.

d) Ich drehe den Teppich, während ein Tier darüber hinläuft, fortgesetzt ziemlich rasch im Sinne des Uhrzeigers: Es gelingt mir so, die Ameise während zwei Minuten beständig im Kreise laufend auf der Unterlage zu erhalten. Ihre (virtuelle) Orientierung bleibt dabei immer genau dieselbe, nach Südwest. —

Nr. 28. Lubbocks Kerzenversuch im geschlossenen Apparat.

Ich hatte im Sommer 1913 eine kleine Kolonie von *F. rufa* im Zimmer, im künstlichen Torfnest (Fig. 18 N, S. 126). Das Nest war durch eine Glasröhre mit einem leeren Lubbocknest verbunden (15 × 30 cm), welches als Vor- und »Futternest« diente (V) und in welches ich je nach Bedarf Honig, Wasser und tote Insekten brachte. — Tagsüber, namentlich bei kühlem regnerischen Wetter, hielten sich die Tiere gewöhnlich ruhig im Hauptnest auf, während

sie in den ersten schwülen Nachtstunden, während ich bei der Lampe arbeitete, meist scharenweise ins Futternest hinüberzukommen pflegten, um dasselbe nach Wasser und Nahrung zu durchsuchen; dabei wanderten sie nicht selten alle auf einmal (5 bis 10 Individuen) im Gänsemarsch durch die Verbindungsröhre.

a) Eines Abends brachte ich einen Tropfen Honig genau in die Mitte des Futternestes und stellte die Lampe bei L auf den Tisch. Die *Rufa* kamen wie gewohnt, zerstreuten sich im Futterneste und sammelten sich eine nach der andern um den Honig. Während alle daran sogen, stellte ich die Lampe um nach L_1.

Die Ameisen schicken sich an den Rückweg zum Neste anzutreten: Sie gehen aber alle falsch, in der Richtung des Pfeiles 1, geraten an die Längswand c, wandern längere Zeit ratlos längs derselben hin und her und suchen offenbar nach der Ausgangsröhre. Dann fangen sie an ziellos im ganzen Apparat herumzuirren, wobei einige wiederholt an der Mündung der Verbindungsröhre vorbeilaufen, ohne sie zu bemerken, da sie, gleichsam in der „fixen Idee", der Ausgang sei in der Wand c, allein diese letztere genauer absuchen. Ja es kommt sogar vor, daß eine Rufa prüfend die Fühler in die Röhrenmündung steckt, ohne dieselbe als den Ausgang

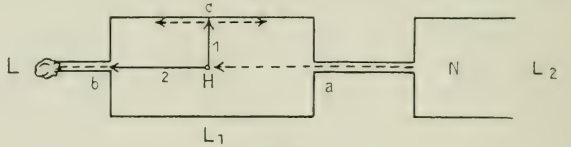


Fig. 18.

zu erkennen! Gerät eine zufällig mit dem ganzen Körper in die Röhre, so rückt sie vorsichtig, unentschlossen in ihr vor und gelangt so schließlich, nach wiederholter Umkehr, ins Nest.

b) Ich stelle die Lampe wieder nach L zurück: Sofort sammeln sich alle Ameisen an der Schmalseite; die Öffnung wird jetzt bei der ersten Berührung als die richtige erkannt und ein Tier nach dem andern eilt ohne Zögern ins Hauptnest zurück.

c) Ein andres Mal stelle ich die Lampe von L auf die entgegengesetzte Seite, nach L_2: Alle Ameisen wenden sich vom Honig nach b, und das Herumirren in dem kleinen Apparate dauert diesmal noch viel länger, da alle Tiere immer und immer wieder in die blind endigende Glasröhre bei b hineingehen. Einige verharren darin und zerren stundenlang an dem Watteverschluß.

d) Wenn ich die Lampe während der ganzen Abendpromenade in L stehen lasse, so gehen die meisten Ameisen, nachdem sie genug gefressen haben, unverzüglich auf dem direktesten Wege vom Honig nach der Glasröhre bei a zurück. Einige wandern wohl noch eine Weile planlos im Apparat umher; daß diese Individuen aber über die Lage der Ausgangsröhre ganz genau orientiert sind, zeigt sich sofort, wenn man die Tiere durch Klopfen auf die Glasscheibe erschreckt: Dann eilen sie in größter Aufregung direkt nach a, finden den Ausgang ohne weiteres und flüchten ins Nest zurück.

e) Ich stelle die Lampe in dem Augenblick (von L nach L_2) um, wo gerade einige Ameisen durch die Verbindungsröhre zum Futternest wandern: Alle kehren augenblicklich um und wandern ins Hauptnest zurück.

Man fragt sich auch hier wieder: Weshalb hat denn bei allen diesen Tieren (ohne Ausnahme!) der „absolute" Richtungssinn von Cornetz wiederum so gänzlich und konsequent versagt?

Nr. 29. Das Experiment des Puppenabholens aus einem geschlossenen Apparat ins Freie.

27. Mai 1913, 6h p. m. Im Schatten, gewitterschwül.

F. sanguinea, großer Sandplatz (Fig. 16, S. 116).

Bei L liegt ein mit *Fusca*- und *Sanguinea*puppen angefülltes Lubbocknest auf dem Sand; die 8 cm lange gläserne Eingangsröhre ist gegen die Zweignester N_1 und N_2 gerichtet: Durch diese Röhre wird somit der Anfangslauf der mit Puppen aus dem Apparat kommenden Ameisen im Sinne der Durchgangsstrecke N_2—L kanalisiert.

Die *Sanguinea* haben die Beute bald entdeckt, und es beginnt ein reger Puppentransport; im Apparat halten sich etwa 20 *Sanguinea* auf.

Ich mache nun folgende Experimente:

a) Ich drehe den Apparat vorsichtig um 45—90—180°, während jeweilen eine Ameise mit einer Puppe durch die Glasröhre wandert.

Resultat: 1. Schon bei Drehung um 45° kehren alle Ameisen in der Röhre um, bei 90° erfolgt die Umkehr fast augenblicklich. 2. Bei Drehung um mindestens 90° zeigen auch die Ameisen, welche sich noch in der vordersten Kammer des Apparates befinden, teilweise eine deutliche Orientierungsstörung: Viele schleppen ihre Puppe (anstatt nach dem Ausgang zu) im rechten Winkel zum Ausgang, so daß sie an die Seitenwand des Apparates geraten; bei Drehung um 180° beginnen fast alle Tiere ihre Puppe in der entgegengesetzten Richtung, also ins Nestinnere, zu schleppen. Einige, die unmittelbar vor der Drehung schon bei der Glasröhre angekommen waren, legen ihre Beute beim Ausgang ab und gehen vorsichtig in der Glasröhre vor, wie um sich zu orientieren, wobei sie mehrmals wieder zurückweichen. Am Ausgang der Röhre palpieren sie den Sandboden mit den Fühlern, kehren dann um und holen die Puppe nach oder sie stürzen aufgeregt hinaus. Einmal im Freien schlagen alle ohne Zögern die Richtung nach N_1 — N_2 ein und zwar auch dann, wenn ich den Boden ringsum gründlich mit dem Besen wische.

Um die Vorgänge im Apparat beobachten zu können, mußte ich natürlich den Kartondeckel über der oberen Glasscheibe entfernen oder wenigstens gehörig lüften.

b) Ich drehe nun den Apparat, ohne den Kartondeckel zu lüften und in einem Moment, wo gerade keine *Sanguinea* durch die Glasröhre wandert.

Resultat: 1. Drehung um 90°.

Drei Ameisen treten nacheinander, ohne zu zögern, durch die Röhre aus und schlagen sofort nord-nordöstlichen Kurs ein, also 45° zur Richtung der Durchgangsstrecke N_2—L! (Fig. 16, S. 116): Nr. 1 behält diesen Kurs, bis sie auf die nördliche Durchgangsstrecke gelangt und biegt dann nach dem Hauptneste N um, Nr. 2 und 3 korrigieren schon nach einem halben Meter und gelangen nach N_1 und nach N_2.

2. Drehung um 180°. — Diesmal stutzen alle Ameisen in der Glasröhre und retirieren zum Teil wieder; sobald sie aber einmal draußen sind, nehmen sie sofort Gegenrichtung (einige nach Beschreibung einer kurzen Schleife) und gehen nach $N_1 N_2$: keine einzige geht in der Richtung der Glasröhre weiter.

c) Ich trage den Apparat, nachdem nacheinander fünf Ameisen (bei ursprünglicher Orientierung der Glasröhre: gegen $N_1 N_2$) hineingegangen sind, nach L_2 und drehe ihn gleichzeitig um 90°; die obere Glasscheibe bleibt während dieses Manövers bedeckt.

Resultat: Nach 2 Minuten treten nacheinander vier Ameisen ohne zu stutzen ins Freie; alle gehen zunächst etwa 45° zur Richtung der Durchgangsstrecke N_2 — L, 0,8—1,2 m weit nach Norden und beginnen dann exzentrische Kurven, mit Ausnahme von Nr. 1, die unverdrossen in nördlicher Richtung weiterwandert (allerdings mit starken Schlangenlinien) und mit ihrer Puppe nach N gelangt. Die übrigen drei (plus zwei später ausgetretenen) finde ich noch nach einer Viertelstunde zerstreut auf dem Sandplatze herumirrend; zwei haben ihre Puppe preisgegeben.

Fassen wir diese Ergebnisse zusammen, so gelangen wir zu folgenden überraschenden Feststellungen:

1. Es zeigte sich zunächst, daß die *Sanguinea* schon eine passive Drehung von 45° an wahrzunehmen schienen, aber nur dann, wenn sie sich während der Drehung bereits in der Ausgangsröhre befanden, oder (im Apparat), falls die Deckscheibe belichtet wurde.

2. Dagegen wurde eine passive Drehung des Apparates selbst um 90° anscheinend nicht bemerkt, wenn der Apparat dabei zugedeckt blieb, oder wenn gerade keine Ameise durch die Ausgangsröhre lief. Beweis: Keine Ameise stutzte beim Durchtritt durch die Glasröhre oder kehrte um. Hingegen stutzten die

Ameisen in der Ausgangsröhre, wenn der Apparat um 180° gedreht worden war.

3. In allen Fällen, wo die passive Drehung (sei es schon im Apparat, sei es beim Durchtritt durch die Glasröhre) unmittelbar wahrgenommen wurde, korrigierten die Ameisen ihre in falscher Richtung kanalisierte Orientierung sofort nach Austritt aus der Glasröhre und wandten sich nach $N_1 N_2$.

4. In allen Fällen dagegen, wo die passive Drehung des Apparates anscheinend nicht unmittelbar wahrgenommen wurde (außer bei Drehung um 180°) schlugen die Ameisen nach Austritt aus der Glasröhre eine Richtung ein, welche die Resultante darstellte zwischen der falschen Richtung der Glasröhre (falsche Kanalisation) und der Richtung der Durchgangsstrecke N_2—L und behielten diese Kompromißorientierung noch eine ganze Strecke weit bei.

Was besagt nun dieser Kompromiß? Er beweist, daß die Orientierung in diesem Falle auf Grund eines Engrammkomplexes erfolgte, der aus zwei differenten (verschiedenen Sinnesgebieten angehörenden) Einzelengrammen (bzw. Engrammkomplexen) zusammengesetzt war, nämlich a) aus einem optischen (vermutlich einem lokalisierten Lichtengramm) und b) einem topisch-kinaesthetischen: Beide bildeten einen einheitlichen Orientierungs- oder Richtungskomplex deshalb, weil die Richtung der Ausgangsröhre mit der durch das Lichtengramm bedingten Richtung des Weges vollkommen übereinstimmte — ein Tatbestand, den ich in Anlehnung an eine ähnliche Ausdrucksweise Semons[1]) als »homologe

[1]) In den »mnemischen Empfindungen« (100, S. 339 ff.) weist Semon auf den eigentümlichen Wettstreit zwischen originalen und mnemischen Empfindungen hin, der jedesmal dann eintritt, wenn zwei differente Engramme bei der Ekphorie auf die gleichen Empfindungsfelder angewiesen sind, d. h. m. a. W., wenn sie sich sinnlich decken: Es kommt dann zu einem Wettstreit der Vividität um den Platz in dem betreffenden Empfindungsfelde, der entweder zu einer gegenseitigen »alternativen Verdrängung« oder aber zu einem weitgehenden Kompromiß (Mischempfindung) zwischen beiden führen kann. — Unser Fall erweist nun, daß ein ganz ähnlicher Vorgang sich unter Umständen auch dann abspielen kann, wenn zwei differente und verschiedenen Empfindungsfeldern angehörende Komponenten, die sich vorher bezüglich des gemeinsamen Reizerfolges in »homologer Deckung« befunden haben, bei der Ekphorie hinsichtlich dieses Reizerfolges divergieren (oder — um mit Szymanski zu sprechen — divergente Vektoren haben). Es kommt dann, falls die Vividität eine annähernd gleichstarke ist, gleichfalls zu einem Wettstreit zwischen beiden oder zu einem Kompromiß, der sich motorisch als Lokomotion in der Resultierenden äußert.

Deckung« bezeichnen möchte. Was geschah nun nach der Drehung des Apparates um 90°? Jetzt standen die beiden sekundären Reizkomplexe (die Lokalisation des Lichtes im Fazettenauge und die topisch-kinaesthetische Kanalisierung des Anfangslaufes durch die Glasröhre) miteinander im Widerspruch, und zwar derart, daß zwar wohl noch eine Homophonie jeder dieser Einzelkomponenten für sich mit den entsprechenden Reizkomplexen möglich war, nicht mehr aber die Homophonie des Gesamtorientierungskomplexes mit dem sekundären Gesamtreizkomplex: M. a. W., daß die homologe Deckung der beiden Komponenten aufgehoben war. Solange nun die Differenz keine allzugroße war (wie bei Drehung des Apparates um 180°), so vermochte das topisch-kinaesthetische Richtungsengramm mit dem optischen wenigstens eine Zeitlang erfolgreich zu konkurrieren, so daß die (nach Aufhören der Kanalisierung) schließlich eingeschlagene Richtung die Resultante der beiden divergierenden mnemischen Erregungen war. Später gewann dann allerdings meist das optische Engramm — dank dem aktuellen Fortwirken des originalen Reizkomplexes — in dem Wettstreit die Oberhand und dominierte die Orientierung ausschließlich.

Anhang:

Analyse der Betheschen »Drehungsreaktion«.

Nr. 30. Schon die Resultate der vorhergehenden Versuche lassen mit hoher Wahrscheinlichkeit vermuten, daß passive Drehungen an sich von den Ameisen nicht wahrgenommen, sondern nur indirekt mit Hilfe des Gesichtssinnes, an der eintretenden Stellungsänderung zur Lichtquelle, bzw. zu den Objekten der Umgebung, erkannt werden. Diese Vermutung wird durch den genialen Kontrollversuch von Lubbock (vgl. Einleitung S. 4) zur Gewißheit erhoben, denn wenn die Ameisen auf beliebige Drehungen um 90°, 180° usw. nicht mehr reagieren, sobald die Lichtquelle die Drehung mitmacht, so läßt dieses Resultat schlechterdings keine andere Deutung zu. Das erscheint so klar, daß man meinen sollte, es sei überflüssig, überhaupt noch ein Wort darüber zu verlieren. Weit gefehlt! Denn nun kam Bethe (5) und stellte trotzdem wieder die erstaunliche Behauptung auf, diese Umkehr der Ameisen bei Drehung der Unterlage sei eine spezifisch-reflektorische Reaktion auf die Drehung als solche, — ein »Drehreflex«, der von der Beleuchtung ganz unabhängig

sei; die Angaben Lubbocks beruhten auf ungenügender Beobachtung, bzw. darauf, daß dieser Forscher bei seinen Versuchen eine Reihe wichtiger Kautelen nicht beachtet habe[1]).

Der »Drehreflex« soll nach Bethe erstens nur dann eintreten, wenn die Ameise während der Drehung in »selbständiger Progressivbewegung« begriffen ist, nicht aber, wenn sie stillsitzt. Zweitens sei diese Reaktion abhängig von der Entfernung des Insekts vom Drehpunkte, indem sie nur dann deutlich eintrete, wenn sich das Tier im Drehpunkte selbst oder in dessen nächster Nähe — im Maximum 6 bis 10 cm von ihm entfernt — befinde. In dritter Hinsicht endlich soll die Reaktion von der Drehungsgeschwindigkeit abhängen: Dreht man mit einer »mittleren« Geschwindigkeit von einer halben Umdrehung in der Sekunde, so dreht sich die Ameise der Drehungsrichtung entgegen, während bei größerer oder umgekehrt bei sehr langsamer Drehungsgeschwindigkeit eine solche Gegendrehung meist nicht erfolge.

Bethe hat diese Lehre wohl hauptsächlich deshalb aufgestellt, um seine Polarisationshypothese mit den widersprechenden Beobachtungen Lubbocks in Einklang zu bringen: Wären nämlich die Ameisen reflektorisch gezwungen, eine passive Drehung der Unterlage mit einer entsprechenden Gegendrehung im umgekehrten Sinne zu beantworten, so wäre damit allerdings der Widerspruch zum Teil erklärt, weshalb die Ameisen Lubbocks bei Drehung der Unterlage um 180° nun plötzlich gegen die angebliche Polarität ihrer Spur liefen. Es wären dann eben einfach zwei reflektorische Kräfte in dem Tiere wirksam, von denen die eine — der »Drehreflex« — über die andere — den »polarisierten Chemoreflex« — vorübergehend den Sieg davontragen und

[1]) Bethe ist übrigens nicht der Einzige, der diese doch so klaren und eindeutigen Resultate Lubbocks mißverstanden zu haben scheint. Auch Wasmann (110) zog nämlich sonderbarerweise aus denselben das Fazit, daß Ameisen passive Drehungen auch bei völliger Dunkelheit wahrzunehmen imstande seien, und Cornetz (40) beruft sich seinerseits wieder auf diese Stelle bei Wasmann, um daraus ein weiteres Argument für seine Theorie des absoluten Richtungssinnes abzuleiten. In Wirklichkeit geht aber aus Lubbocks Versuchsreihen (wie auch Santschi betont) gerade das Gegenteil hervor: Wenn (bei Drehung um 180°) von 30 unter Lubbocks Hutschachtel wandernden Ameisen noch 11 die Drehung wahrzunehmen schienen und korrigierten, so hatte sich diese Minderzahl eben ganz einfach nach dem dabei stattfindenden Beleuchtungswechsel am Ein- und Ausgangsloche orientiert; bei Drehung um 90° fand dagegen ein solcher Beleuchtungsumschlag an den Eingangslöchern offenbar nicht statt, sondern dieselben mußten sich beide in ganz gleicher Weise verdunkeln; daher das Fehlen der »Drehungsreaktion« bei Drehung um 90°!

die Ameise zwingen würde, entgegen der Polarität der Spur zu wandern.

Ich habe daraufhin die Lubbockschen Drehungsversuche unter peinlichster Beobachtung der von Bethe angegebenen »Kautelen« und mit gewissen Modifikationen im Dunkelzelte wiederholt und habe dabei folgendes feststellen können:

F. rufa im künstlichen Apparat auf meinem Drehtisch. Vom Nest zum Honig führt eine 60 cm lange gerade Glasröhre, deren Mittelpunkt im Drehpunkt des Tisches liegt.

a) Ich halte die Kerze während der Drehung in der Hand.

α) Der Tisch wird mit der »sehr langsamen« (!) Geschwindigkeit Bethes (eine halbe Umdrehung in der Sekunde) um 45°, 90° und 180° gedreht.

Resultat: Schon bei 45° stutzen sämtliche Ameisen, kehren aber nicht um. Bei Drehung um 90° dauert das Stutzen länger, die Tiere bleiben einige Sekunden lang (auch nach Aufhören der Drehbewegung) wie gebannt stehen und gehen dann längere Zeit wie unschlüssig hin und zurück, zuletzt setzen aber doch die meisten ihren Weg in der bisherigen Richtung fort. Nach einer Drehung des Tisches um 180° — aber erst nach Vollendung derselben — drehen sich alle Ameisen ausnahmslos um (und zwar bald im Sinne der Drehungsrichtung, bald ihr entgegen) und wandern falsch, d. h. dahin zurück, wo sie hergekommen sind. Die Reaktion ist ganz dieselbe, gleichgültig ob ein Tier sich im Momente der Drehung in der Nähe des Drehpunktes befand oder fern von ihm.

β) Ich drehe den Tisch ganz langsam, eine halbe Umdrehung in 2 bis 3 Sekunden. Die Resultate sind ganz ähnlich wie vorher, nur daß jetzt einige Ameisen schon während der Rotation sich umzudrehen beginnen — und zwar stets gegen die Drehungsrichtung, also genau wie Bethe angab.

γ) Ich drehe den Tisch sehr schnell, eine bis anderthalb Umdrehungen in der Sekunde. Die Reaktionen sind genau dieselben wie bei *α*. Bei fortgesetzter Rotation des Tisches, — zahlreiche Umdrehungen nacheinander — zeigt sich jedoch noch eine weitere eigentümliche Erscheinung. Während die in der Nähe des Drehpunktes befindlichen Ameisen einfach stillstehen, solange die Rotation andauert, drehen sich die mehr in der Peripherie wandernden Ameisen wieder und spreizen alle Beine weit auseinander, offenbar um der Wirkung der Zentrifugalkraft mehr Wider-

stand bieten zu können! Sobald die Drehung sistiert wird, wandern die Tiere ruhig weiter, sofern der Tisch wieder in der früheren Orientierung zum Stehen gekommen ist, während sie wie im Versuch *a* sofort umkehren, wenn die Orientierung um 180° verschieden ist.

b) Ich stelle die Kerze auf den Tisch und lasse sie die Drehungen mitmachen (verbesserter Lubbockscher Kontrollversuch).

Resultat: Keine einzige Ameise stutzt oder kehrt gar um; alle gehen ganz unbekümmert ihres Weges weiter. Geschieht die Drehung mit großer Geschwindigkeit, wie im Versuch a, γ, so erfolgt jetzt in der Nähe des Drehpunktes keine Reaktion, wogegen in der Nähe der Peripherie das Verhalten der Ameise genau das nämliche ist wie im Versuch a, γ.

Dieser Kontrollversuch beweist somit, daß es sich bei dieser letzteren Erscheinung tatsächlich um eine Wirkung der Zentrifugalkraft handelt. Sobald die Drehung sistiert, setzen auch diese Ameisen ihren Weg sofort in der früheren relativen Richtung fort — ganz gleichgültig in welcher Orientierung die Scheibe zufällig zum Stillstand gekommen ist.

Ich habe diese Versuche wiederholt, indem ich die *Rufa* frei auf der Tischplatte umherwandern ließ; sodann führte ich dieselben auch bei *L. niger* (im Glasröhrenapparat) und bei *L. fuliginosus* (auf der S. 84 f. beschriebenen Brückenfährte) aus: Die Resultate wären überall ganz ähnliche, nur daß die frei wandernden Ameisen in der Nähe des Drehpunktes meist schon während der Drehung (außer wenn dieselbe sehr rasch erfolgte) mit einer entsprechenden Gegendrehung reagierten.

Ferner wurden die *Lasius* im allgemeinen erst bei Drehungen von 90° an stutzig, bei Drehungen um 180° kehrten aber auch die *Lasius* fast immer um, nur in nächster Nähe des Nestes und des Honigs kam es öfters vor, daß sie trotzdem unbeirrt in der früheren relativen Richtung weiterliefen. Die umkehrenden Ameisen verfolgten auf der Honigspur die Fährte meist 30 bis 50 cm weit in der falschen Richtung; auf Larvenspuren dagegen ausnahmslos bis zum falschen Ende.

Auch traf es sich nicht selten, daß eine vom Honig heimkehrende *Lasius* im Momente der Drehung gerade stillstand, um eine andere, vom Nest herkommende zu füttern. Nach Beendigung der Fütte-

rung (10 bis 30 Sekunden nach Aufhören der Drehbewegung) trennten sich beide Ameisen und wollten in der früheren Richtung weitereilen, beide stutzten jedoch schon nach wenigen Schritten, kehrten um und liefen nun in der umgekehrten Richtung (aus der sie hergekommen waren), also die heimkehrende Ameise zum Honig zurück, die andere, die zum Honig wollte, zum Neste zurück.

Es ist somit nicht richtig, daß stillstehende Ameisen auf die Drehung nicht reagieren; sie tun dies vielmehr genau wie diejenigen, die sich »in selbständiger Progressivbewegung« befinden, nur mit dem Unterschiede, daß die Reaktion erst nachträglich eintritt. Auch hier hat Bethe — wie man sieht — wieder nur den allerersten Erfolg oder Nichterfolg seines Experimentes beachtet, ohne auch nur die Möglichkeit, daß bei diesen Tieren Remanenzerscheinungen vorkommen könnten, überhaupt in Betracht zu ziehen!

Im weiteren nahm ich die Drehungen (bei *F. rufa, L. niger* und *L. fuliginosus)* auch unter bipolarer Beleuchtung — die aber außerhalb des Tisches angebracht war — vor. Dann stutzten die Ameisen — bei Drehung um 180° —, solange die Drehung währte; sobald sie aber aufhörte, obwohl der Tisch nun in der umgekehrten Orientierung stand, gingen alle ruhig in der bisherigen relativen Richtung weiter, keine einzige kehrte nachträglich um, wie in den früheren Versuchen.

c) Endlich machte ich noch folgende ergänzende Kontrollversuche:

Ich bringe Honig in einen kleinen runden Napf (2 cm Durchmesser) ins Zentrum des Tisches. Das Lubbocknest mit meiner *Rufa*-Kolonie ist am Rande befestigt und mit der Oberfläche durch eine Glasröhre verbunden.

a) Kerze neben dem Tisch beim Nest. Eine Rufa betritt den Tisch, wandert ziemlich geradlinig dem Mittelpunkte zu, findet den Honig und fängt an zu fressen. Ich drehe die Scheibe um 180°, so daß jetzt das Nest vom Lichte abgewendet ist. Die Ameise scheint von der Drehung gar keine Notiz genommen zu haben; sie frißt unbekümmert noch eine volle Viertelstunde lang weiter. Endlich wendet sie sich vom Honig ab, stutzt einen Moment, geht dann um den Honig-

napf herum auf die Lichtseite des Tisches und läuft geradenwegs, ohne einen Moment zu zögern, dem Lichte zu. An der Peripherie des Tisches angekommen, sucht sie lange nach dem verschwundenen Nesteingang und beginnt dann planlos auf der ganzen Scheibe herumzuwandern, wobei sie jedoch immer wieder in die Nähe der Kerze zurückkehrt und dort den Rand des Tisches aufs gründlichste absucht. Ich drehe in einem solchen Moment den Tisch wieder in die frühere Orientierung zurück. Die Ameise stutzt, dreht sich langsam um und läuft dann quer über den ganzen Durchmesser des Tisches (am Honig vorbei) wiederum dem Lichte zu, findet diesmal natürlich den Nesteingang schon nach kurzem Suchen und schlüpft hinein.

β) Derselbe Versuch, doch dreht sich diesmal die Kerze mit dem Tische.

Resultat: Vier Ameisen, die am Honig saßen, gehen ohne weiteres zum Neste zurück.

γ) Gleiche Versuchsanordnung, doch drehe ich diesmal den Tisch überhaupt nicht, sondern stelle bloß die Kerze um, während sich die Ameisen beim Honig befinden: Alle Ameisen gehen falsch, wie im Versuch *α*, und wiederum 5 bis 20 Minuten nach erfolgter Umstellung.

Ich denke, diese Versuche bedürfen keines weiteren Kommentars: Die Resultate decken sich in allem vollständig mit denen von Lubbock und wiederlegen die Behauptungen Bethes als absolut falsche, auf ganz ungenügenden Beobachtungen fußende Schlußfolgerungen.

Wie Bethe angesichts des Lubbockschen Kontrollversuchs zu der Behauptung kommt, die Drehungsreaktion sei »von der Beleuchtung ganz unabhängig«, ist mir ein Rätsel; — er beschränkte sich ja auf wenige Experimente im Freien; — davon, daß er seine Versuche auch unter den Bedingungen des Lubbockschen Kerzenversuches im Zimmer wiederholt hätte, findet sich wenigstens in seiner Arbeit kein Wort! Er ignorierte diesen hochwichtigen und beweisenden Kontrollversuch überhaupt vollständig, er erwähnte ihn in seiner Polemik gegen Lubbock mit keinem Wort; — er vergaß, daß die Ameisen Lubbocks nach ihrer Umkehr nicht nur während der Dauer der Drehung, sondern auch nachher, und nicht nur eine kurze Strecke weit, sondern bis zum Ende der Spur in der »falschen« Richtung (in bezug auf die Polarität) weiter gelaufen waren; — er übersah endlich vor allem, daß

seine »Drehungsreaktion« bei den Kontrollversuchen Lubbocks, wobei die Lichtquelle die Drehung mitmachte, überhaupt nicht eingetreten war![1]) Dafür glaubte er Lubbocks Resultate mit einer unklaren Erörterung darüber erledigen zu können, wie man zu drehen habe, um die Ameise dahin zu bekommen, »wo man sie hinhaben will«; — Lubbock habe nicht schnell oder dann nicht langsam genug gedreht, und es sei ihm entgangen, daß die Gegendrehung der Ameisen nur dann eintrete, wenn sie sich in der Nähe des Drehpunktes befänden. Was diese letztere Behauptung betrifft, so muß ich dieselbe auf Grund meiner obigen Nachprüfung gleichfalls als unrichtig bezeichnen und annehmen, daß Bethe ungenau beobachtet hat: Es ist ja klar, daß, wenn man mit der wahnsinnigen Geschwindigkeit von eins bis drei Umdrehungen in der Sekunde dreht (Bethe nennt dies eine »mittlere« Geschwindigkeit!), — daß dann die in der Peripherie befindlichen Ameisen gerade genug zu tun haben, um der Zentrifugalkraft den nötigen Widerstand entgegenzusetzen, so daß von einer aktiven Gegendrehung keine Rede mehr sein kann, wogegen die in der Nähe des Drehpunktes wandernden Tiere diese Gegendrehung auch dann noch ausführen können.

Zusammenfassung der Versuchsergebnisse über die Orientierung auf Durchgangsstrecken.

Überblicken wir zum Schlusse die Resultate der vorstehenden Versuche, so können wir über die Orientierung auf Durchgangsstrecken mit Sicherheit folgendes aussagen:

1. Die höheren Ameisen (Formica) mit relativ gut entwickeltem Gesichtssinn sind bei der Orientierung auf Durchgangsstrecken vollkommen unabhängig von Geruchsfährten.

2. Auch die kinaesthetische Engraphie scheint dabei keine wesentliche Rolle zu spielen (jedenfalls nicht im Sinne Piérons: Reversion einer kinaesthetischen Engrammsukzession). Dagegen kann eine topisch-kinaesthetische Kanalisation der Anfangsstrecke die weitere Orientierung wenigstens anfänglich noch beeinflussen, sofern dieselbe nicht (expe-

[1]) Der nämliche Vorwurf — die Experimente Lubbocks teils mißverstanden, teils (und gerade die allerwichtigsten!) überhaupt ignoriert zu haben — trifft übrigens in noch höherem Maße die Kritik, die Cornetz (20, S 162ff.) den Schlußfolgerungen Lubbocks angedeihen ließ.

rimentell) mit dem gleichzeitig aufgenommenen optischen Richtungsengramm in zu großen Widerspruch gebracht wird.

3. Die Orientierung auf Durchgangsstrecken ist in allererster Linie eine visuelle; und zwar:

a) Wo keine differenzierbaren visuellen Einzelkomplexe in der Außenwelt existieren — wie das z. B. durchweg bei unseren Versuchen in der Dunkelkammer der Fall war — geschieht die Orientierung ausschließlich auf Grund eines lokalisierten Lichteindrucks, welcher mit Bezug auf seine Lokalisation engraphiert und bei der Rückkehr auf reziproke Sinnesflächen revertiert wird: Santschis Orientierung nach der Lichtquelle. Diese Lichtquelle ist im Freien bei Tage die Sonne, bei Nacht oder bei bedecktem Himmel (am Tage) die Stelle der größten Helligkeit am Horizonte, im Zimmer je nach Umständen die Fensteröffnung (Viehmeyer) oder die künstliche Lichtquelle (Lubbock, Turner). Jede Verschiebung der (künstlichen) Lichtquelle hat eine entsprechende Verschiebung der Orientierungsachse im umgekehrten Sinne zur Folge, — bei kanalisierter Orientierung allerdings nur dann, wenn die Verschiebung mehr als 90° beträgt: Virtuelle Orientierung nach der Lichtquelle von Santschi[1]).

b) Da aber in den Versuchen No. 25a und 26 trotz seitlichem Transport auf gleichartiges Terrain eine virtuelle Orientierung nicht erfolgte, indem die Ameisen sogar die Durchgangsstrecke verließen um (zunächst wenigstens) eine ganz abweichende Richtung einzuschlagen, so muß angenommen werden, daß sich die Tiere (*F. rufa*) in diesen Fällen nicht in allgemeiner Lichtorientierung befanden, sondern sich nach differenzierten visuellen Einzelkomplexen (bestimmten Bäumen usw.) orientierten, welche zudem für jede Teilstrecke der betreffenden Durchgangsstrecke wieder verschiedene waren.

Wir können ferner mit Rücksicht auf das Resultat von Nr. 26a die Angabe Santschis durchaus bestätigen, daß die Ameisen unter Umständen auch die Richtung des seitlichen Transportes wahrnehmen und die Verschiebung mit mehr oder weniger Erfolg korrigieren können, nämlich besonders dann, wenn sie während des Transportes frei bleiben und wenn ihre Aufmerksamkeit dabei nicht durch Futter oder dergleichen von der

[1]) Dabei ist es im Prinzip ganz gleichgültig, ob diese Verschiebung durch Umstellung der Lichtquelle oder durch Transport des Tieres oder endlich durch Drehung der Unterlage zustande kommt.

Orientierung abgelenkt ist. Die Wahrnehmung der Transportrichtung geschieht in diesen Fällen höchstwahrscheinlich durch die Verschiebung der Sehwinkel, welche die richtunggebenden visuellen Komplexe beim Transport erleiden, doch zeigt der Versuch 26c, daß ein solches verschobenes Objekt unter Umständen sogar (am neuen Orte) sekundär wieder identifiziert werden kann, auch ohne daß die allmähliche Verschiebung der Sehwinkel von dem Insekte direkt beobachtet wurde. Vorbedingung ist dabei natürlich, daß der Transport nicht auf zu große Distanzen stattfindet.

4. So wichtig die Rolle der visuellen Orientieruug bei dem Wegfinden der Ameisen auf Durchgangsstrecken ist, so wäre es doch andererseits wieder grundfalsch, diesen Faktor hier nun für den allein maßgebenden halten zu wollen: Vielmehr beweisen gewisse Resultate unserer V. Versuchsreihe (Desorientierung durch gröbere Bodenveränderungen), daß dabei — wenigstens auf alten Durchgangsstrecken — auch topochemische Engrammkomplexe (vielleicht assoziiert mit den entsprechenden visuellen Engrammen) in bedeutendem Maße beteiligt sein können. — Aber diese topochemische Orientierung ist etwas ganz anderes als bei der Orientierung auf Geruchsfährten: Es handelt sich da um die Fixierung mehr oder minder diffuser und globaler topochemischer Engrammkomplexe, die sich auf die **allgemeine** topische, taktile und chemische Beschaffenheit derjenigen (relativ ausgedehnten) Bodenflächen beziehen, über welche die Ameisen *(F. sanguinea)* bei ihren wiederholten Hin- und Herreisen stets in der nämlichen Reihenfolge wandern, also im Prinzip um dasjenige, was Forel mit seiner leider so vielfach mißverstandenen Theorie besagen wollte. Freilich sind die Ameisen keine Wundergeschöpfe, die Sandkörner zu zählen und auswendig zu lernen vermöchten, und die Zahl ihrer topochemischen Einzelengramme wird natürlich eine sehr bescheidene sein. Im weiteren wird aber auch das »Empfindungsdifferential«, bei dem eine mnemische Homophonie nicht mehr eintritt und die Veränderung eine deutliche Reaktion erzeugt, einen sehr verschiedenen Schwellenwert besitzen — je nach der Art der Komplexe, je nach der psychischen Organisation der betreffenden Spezies (ob sie mehr »Geruchstier« oder vorwiegend »Gesichtstier« ist), und endlich wird dieser Schwellenwert auch in hohem Maße von der Zahl der Reïterationen abhängig sein, die ein bestimmtes Individuum, mit dem man gerade experimentiert, schon hinter sich hat. Also eine ganze

Reihe variabler Größen, die das Resultat trüben und eine Unfähigkeit vortäuschen können, die wohl in dem betreffenden Einzelfalle — nicht aber potentia, bei der betreffenden Art überhaupt —, existiert.

Aus diesen Erörterungen geht ferner hervor, daß Wasmann (112) mit seiner Vermutung, daß der Weg auf solchen Durchgangsstrecken »wohl ursprünglich vermittelst des topochemischen Gedächtnisses verfolgt wurde« wohl kaum das Richtige getroffen hat — vielmehr dürfte, wie das auch Cornetz andeutet, gerade das Umgekehrte der Fall sein, indem sich die topochemischen Einzelengramme erst ganz allmählich, im Laufe zahlreicher Reiterationen zu den visuellen Richtungsengrammen hinzuaddieren. So wird sich das Gesamtbild, der Engrammschatz, den ein einzelnes Tier von einer solchen Strecke besitzt, allmählich immer mehr vervollständigen und infolgedessen auch die Unterschiedsempfindlichkeit bei Veränderungen der allgemeinen Topik usw. im selben Maße sich verfeinern. Aber auch dann noch werden die älteren und auch stabileren visuellen Engramme noch immer über die später hinzugekommenen bedeutend überwiegen und namentlich für die Richtung der Orientierung maßgebend bleiben: So erklärt es sich, warum die höheren Ameisen (*Polyergus, Formica*) auch durch gröbste Veränderungen des Bodens (Huber, Fabre, Forel, Wasmann, Fielde) bezüglich der einzuschlagenden Richtung niemals wesentlich beirrt werden.

D. Die Orientierung auf Einzelwanderung.

Kritische Vorbemerkungen.

Es ist, wie wir schon in der einleitenden Literaturübersicht hervorgehoben haben, Cornetz Verdienst, zum erstenmal mit Nachdruck darauf hingewiesen zu haben, daß — wenigstens bei den sehenden Arten — alle jene verschiedenen Formen der Massenorientierung, die wir in den vorhergehenden Abschnitten als Orientierung auf Geruchsfährten, auf Heerstraßen und auf Durchgangstrecken kennen lernten, ursprünglich wohl in den meisten Fällen auf erste Orientierungsreisen einzelner Individuen zurückzuführen sind[1].

[1]) Einzig *L. fuliginosus* scheint mir (nach Beobachtungen an einer in den Garten verpflanzten Kolonie) seine Geruchspfade vielfach auch durch Massenvorstoß nach verschiedenen Richtungen zu etablieren.

und daß die Orientierung auf solchen Einzelreisen zum Teil ganz anderen Gesetzen folgt als bei jenen Formen.

Insbesondere ist nach den zahlreichen sorgfältigen Beobachtungen, die Cornetz bei diesen Einzelwanderungen angestellt hat, eine früher allgemein verbreitete und als beinahe selbstverständlich ohne weiteres präjudizierte Annahme heute als vollständig irrtümlich aufzugeben: Nämlich die Vorstellung, als ob diese Einzelwanderer bei der Rückkehr zum Neste ihre eigene Hinspur zur Orientierung benutzten.

Die Einzelreisen — oder wie Cornetz richtig bemerkt, eigentlich die Erstreisen auf unbekanntem Terrain — sind somit als das primäre Orientierungsphänomen zu betrachten. Die theoretische Wichtigkeit dieser Unterscheidung zwischen Einzel- und Erstreise wird sofort klar, wenn wir an diese Frage vom Standpunkt und mit dem Rüstzeug der Mnemetheorie herantreten; zugleich erkennen wir dann aber auch die große Schwierigkeit, diese Unterscheidung in praxi durchzuführen (Santschi).

Für Cornetz sind so ziemlich alle Einzelreisen, die er beobachtet, Erstreisen ins unbekannte Weite; zu dieser Annahme glaubt er sich berechtigt, sobald er durch Wischen des Bodens gezeigt hat, daß eine einzeln wandernde Ameise nicht auf einer Geruchsspur geht, und wenn er weit und breit kein zweites Individuum der betreffenden Kolonie innerhalb des fraglichen Terrainsektors in der gleichen Richtung wandernd findet. Und wenn Cornetz eine solche Einzelreise unmittelbar nach einem heftigen Regengusse beobachtet, so glaubt er seiner Sache vollends sicher zu sein, denn der Regen hat ja nicht allein allfällig vorhandene Geruchsspuren ausgetilgt, sondern überdies auch die gesamte Bodenoberfläche — die topochemische Miniaturwelt der Ameisen — sehr wesentlich verändert. Daß aber auch nach dem heftigsten Regenguß Bäume und Sträucher nach wie vor am selben Orte stehen, daß ein Ackerfeld noch immer erdig, eine Wiese noch immer grasig, der Wüstenboden noch immer sandig ist, vergißt Cornetz; — er vergißt m. a. W., daß die allfällig im Gehirn der Ameise fixierten allgemeinen topochemischen und visuellen Engrammkomplexe nach wie vor ihre homophonen Korrelate in der Außenwelt besitzen, da sie stabileren Komplexen entsprechen, die durch die gewöhnlichen meteorologischen Einflüsse keine wesentlichen Veränderungen erleiden (vgl. auch Punkt 3 der Anmerkung S. 112f). Daß die Ameisen solche allgemeinen topochemischen (und visuellen) Komplexe auch auf ihren Einzelwande-

rungen tatsächlich engraphieren, geht meines Erachtens allein schon aus der bemerkenswerten Tatsache hervor, daß das Piéron-Cornetzsche Phänomen (die virtuelle Orientierung nach seitlichem Transport) meist nicht eintritt, wenn der Transport auf heterogenes Terrain stattfand, z. B. von Sandboden auf eine Wiese oder umgekehrt: Wenn die Ameisen die allgemeine Beschaffenheit des Bodens, über den sie gewandert sind, nicht engraphiert hätten, so könnten sie doch nach Transport unmöglich einen Unterschied wahrnehmen!

Wir müssen also in diesem Punkte der Kritik Santschis (96) durchaus beipflichten und zugeben, daß in freier Natur der einwandfreie Nachweis, daß eine einzeln wandernde Ameise wirklich eine Erstreise ins unbekannte Weite ausführt, wohl nur in den seltensten Fällen zu erbringen ist, am ehesten noch dann, wenn man eine Kolonie aus großen Entfernungen in eine gänzlich unbekannte Umgebung verpflanzt und nun die ersten Ausflüge bestimmter Individuen von Anfang an genau verfolgt. Gerade dann hat man aber die beste Gelegenheit, eine interessante Beobachtung zu machen: Während der ersten Stunden oder Tage nach der Verpflanzung wird es nämlich trotz allem Suchen niemals gelingen, ein einzelnes Individuum in beträchtlicher Entfernung vom neuen Neste allein wandernd aufzufinden; die Tierchen rücken zunächst nur in geschlossenen Kolonnen ganz allmählich weiter vor, wobei einzelne Individuen sich jeweilen nur wenige Schritte über die andern hinauswagen um dann sogleich wieder den Anschluß an die Vorhut zu suchen. Desgleichen konnte ich bei meinen im Garten etablierten Kolonien von *F. rufa, sanguinea* u. a. stets beobachten, wie die Tiere in den ersten warmen Frühlingstagen, nach dem Erwachen aus der Winterstarre, zuerst nur in der nächsten Umgebung des Nestes jagten und erst später ihr Revier allmählich weiter ausdehnten. Ganz ähnliches sieht man, wenn man eine im künstlichen Nest neuetablierte Ameisenkolonie durch eine komplizierte und lang ausgedehnte Glasrohrenleitung mit einem Futternest verbindet[1]: Niemals geht eine Ameise einen solchen neuen Weg in einer Tour bis ans Ende durch, sondern sie wagen sich nur ganz allmählich, Schritt für Schritt, in der Röhre

[1]) Ich tue dies bei meinen künstlichen Kolonien meist schon deshalb, um den Tieren die nötige Bewegungsfreiheit zu geben und so die psychische Degeneration der Kolonie nach Möglichkeit zu verhindern.

vor und kehren nach Zurücklegung einer gewissen Strecke beständig wieder um, um dann wieder weiter vorzudringen[1]).

Nach allen diesen Beobachtungen scheint mir die Ansicht Santschis zuzutreffen, daß auch die Ameisen (genau wie die Bienen) die nähere und fernere Umgebung ihres Nestes nur ganz allmählich, auf sukzessive immer weiter ausgedehnten Orientierungsreisen, kennen lernen.

Dieses Verhalten ist aber zugleich ein wichtiges Argument gegen die Cornetzsche Lehre eines absoluten Richtungssinnes; denn wenn die Ameisen wirklich imstande wären, mit Hilfe einer »unbekannten Richtungskraft« jederzeit aus beliebiger Entfernung zum Neste zurückzukehren, so wäre gar nicht einzusehen, weshalb sie dann nicht ebenso gut schon ihre ersten Reisen auf große Distanzen ausdehnen.

Aus allen diesen Gründen sind wir (bei Beobachtungen im Freien) geneigt, auf eine strenge Unterscheidung zwischen Erstreisen und Einzelreisen von vornherein zu verzichten und im folgenden den Begriff der Erstreise, wie ihn Cornetz einführte, einfach durch den der Einzelwanderung zu ersetzen. Wir dürfen das um so eher tun, als sich ja auch unsere ganze Fragestellung gegenüber derjenigen von Cornetz mittlerweile sehr wesentlich verschoben hat: Handelte es sich für Cornetz darum, aus einer logisch unhaltbaren Voraussetzung heraus den Nachweis zu leisten, daß bei Ameisen eine Fernorientierung auch unter völligem Ausschluß aller äußeren Anhaltspunkte möglich sei, so haben wir eine solche Bemühung von vornherein als aussichtslos erkannt und suchen umgekehrt festzustellen, was eine Ameise unter voller Ausnutzung aller sinnlichen Orientierungsmittel und des gesamten ihr zu Gebote stehenden individuellen Engrammschatzes bei der Orientierung auf Einzelwanderung im Maximum zu leisten vermag, oder, m. a. W.: Wieviel an mnemischen Einzelkomplexen (individuellen Ortsengrammen und globalen Komplexen) sie dabei im Maximum engraphiert.

VII. Versuchsreihe: Einzelwanderungen ohne künstliche Intervention.

Nr. 31. Um ein Urteil darüber zu gewinnen, ob und in welchem Umfange die von Cornetz für die Einzelreisen von Ameisen (an algerischen Arten) festgestellten allgemeinen Regeln auch für unsere europäischen Arten — die z. T. psychisch viel

[1]) Ähnliches hat auch Ch. Ernst bei *F. rufa* (49) und *pratensis* (51) beobachtet, wogegen er bei *Lasius* und *F. gagates* die Erscheinung durchweg vermißte (51).

höher stehen — Geltung haben, beobachtete ich zunächst eine Anzahl Einzelwanderungen ohne jedes Dazwischentreten meinerseits. Da Cornetz seine Angaben bereits mit einigen hundert genauen Skizzen dokumentarisch belegt hat, so darf ich mich hier füglich auf die Wiedergabe weniger besonders charakteristischer Kurven und auf deren Erläuterung beschränken. —

1. *Myrmica laevinodis* Nyl. Nestkrater am Ostrande des Sandplatzes (Fig. 19a, punktierte Kurve).

26. April, 3h p. m. Sonnig, 21° C, windstill, schwül.

Ich verfolge eine M. (von x an), die mit leichten Bogenschwankungen ziemlich geradlinig nach Südwesten wandert. Etwa 2 m von N eleganter Bogen und Rückmarsch, zunächst mit starkem Richtungsfehler. Bei x_1 bemerkenswert genaue Korrektur gegen N. 20 cm vom Neste weicht die Ameise plötzlich stark nach links ab und beschreibt eine ausgedehnte Schleife nach links, dann, die »Rückspur« kreuzend, eine ähnliche nach rechts. Die beiden Schleifen sehen gar nicht wie Turnersche Kurven aus; außerdem marschiert die M. ausnehmend langsam, untersucht das Terrain genau, hält sich oft längere Zeit in einer Erdspalte u. dgl. auf. Bei x_2 erschrecke ich sie durch Berühren mit einem Grashalme. Sie läuft sofort auf dem direktesten Wege ins Nest, war somit über dessen genaue Lage vollkommen orientiert.

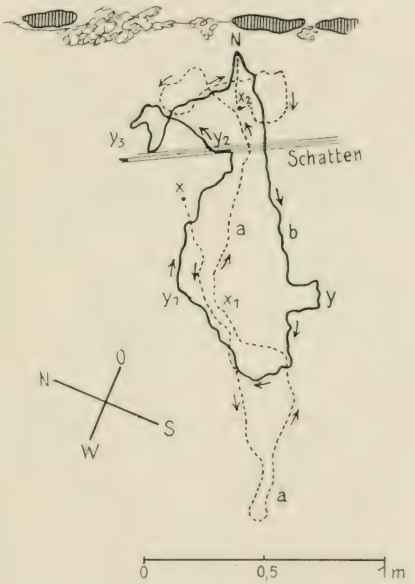


Fig. 19.

2. *M. laevinodis*, Nest am Ostrande des Sandplatzes (Fig. 19b, ausgezogene Kurve).

30. April, 11h 30′ a. m. Im Sonnenschein (23° C im Schatten), windstill.

Diese Kurve ist in mehrfacher Hinsicht interessant. Erstens zeigt sie, wie genau seitliche Abweichungen von der Hauptrichtung (die rechteckige »Forschungsfläche« bei y) korrigiert werden können und wie exakt diese Hauptrichtung alsdann wieder aufgenommen wird. Zweitens zeichnet sich die Rückreise dadurch aus, daß sie der »Hinreise« in keiner Weise parallel ist, so daß also eigentlich die »Hauptrichtung« in diesem Falle bei der Rückkehr definitiv verlassen wurde. Man beachte ferner die plötzliche exakte Korrektur der Orientierung von y_1 an (genaue Richtung gegen N) und endlich die erneute starke

Abweichung nach links bei y_2, die gerade in dem Momente erfolgte, wo das Tier aus der Sonne in den Schatten trat, und die anfänglich deutlich die Tendenz verriet, der Sonnengrenze noch eine Zeitlang zu folgen. Auch die Endetappe der Reise — (die Schleife bei y_3 und die mehrfachen winkligen Korrekturen) — macht ganz den Eindruck einer durch den plötzlichen Verlust des Lichtkompasses bedingten Orientierungsstörung.

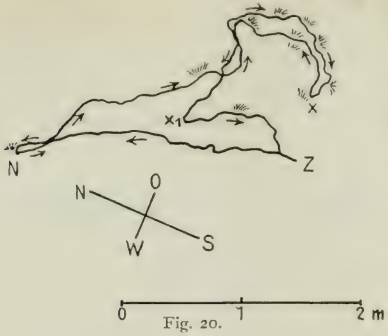


Fig. 20.

3. *M. laevinodis*, Nest mitten auf dem Sandplatze (Fig. 20).

28. April, 5^h p. m. Sonne tief, lange Schatten auf dem Platze, windstill, 20^0 C.

Die Kurve fällt durch ihre große Unregelmäßigkeit auf: Die »Hinreise« stellt eine weit ausgreifende und fast einen Dreiviertelkreis bildende Bogenlinie dar, so daß hier von der geradlinigen Einhaltung einer »Hauptorientierung« im Sinne von Cornetz eigentlich keine Rede mehr sein kann. (Ich habe solche unregelmäßigen Reisen gerade bei *Myrmica* häufig beobachtet.) Bei x wird der Rückmarsch angetreten, er folgt der Bogenlinie der »Hinreise« im ganzen ziemlich treu, jedoch mit bedeutenden Abkürzungen. (Abschneiden der Hauptschleifen.) Bei x_1 wendet sich die *Myrmica* plötzlich wieder scharf nach Süden, beschreibt abermals einen starken Bogen und findet bei z eine tote *Lasius*. Sie nimmt sie auf und geht geradeaus nach Norden, fast genau in der Richtung des Nestes, bei dem sie mit einer seitlichen Abweichung von 4 cm ankommt. Im Begriff, an dem kleinen beim Neste stehenden Grasbüschel vorbeizugehen, scheint sie sich plötzlich zu orientieren. Sie biegt rechtwinklig um und verschwindet mit ihrer Last im Nestkrater.

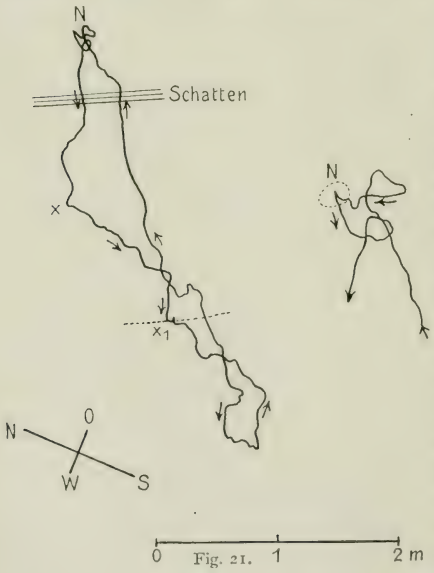


Fig. 21.

4. *M. laevinodis*, Nest am Ostrande des Sandplatzes (Fig. 21).

4. Mai, 11h 15′ a. m. Ziemlich kühl, Sonnenschein, Westwind.

Die Ameise beschreibt gleich anfangs eine kleine »Forschungsfläche«[1]), dann aber biegt sie plötzlich geradlinig in den Sandplatz hinein. Nach Eintritt in den Sonnenschein beschleunigt sie das Marschtempo, wechselt bei x die bisherige Hauptrichtung, kriecht bei x_1 unter einer Schnur durch, die ich in ihren Weg gelegt habe, und nimmt dann die zweite Hauptrichtung wieder auf. Rückkehr anfangs stark schlängelnd, später ziemlich genau in der Richtung nach Nordosten. Ich nehme die Schnur weg; die Ameise scheint das Verschwinden des Hindernisses in keiner Weise zu bemerken; sie scheint es somit beim Hinwege nicht engraphiert zu haben. — Typische Turnersche Kurve am Schluß.

5. *Camponotus ligniperdus* Latr., Nest am Ostrande des Sandplatzes, neben der Holzschwelle (Fig. 22 A, LN).

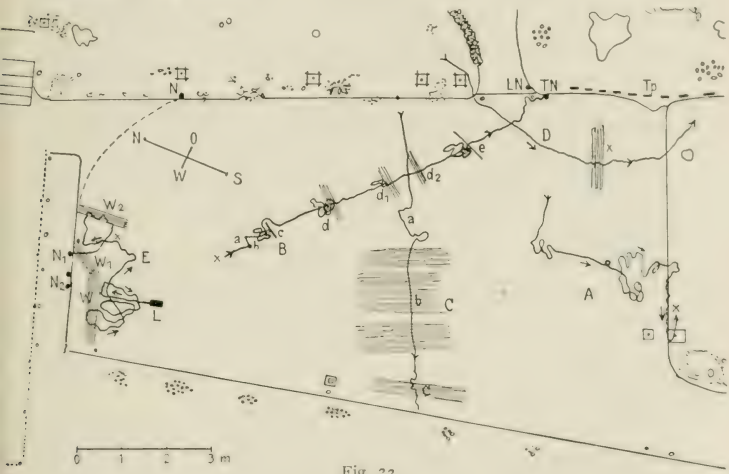


Fig. 22.

16. Mai, 6h p. m. Sonne am Horizont, leichter Südwestwind.

Die Kurve ist nur ein Ausschnitt aus der ganzen Reise, die leider von x an nicht mehr weiter verfolgt werden konnte. Der außerordentlich komplizierte Verlauf (dreimaliger Wechsel der Hauptrichtung, unterbrochen von ausgedehnten »Forschungsflächen«) läßt darauf schließen, daß diese relativ hochstehenden Ameisen von einer rein automatischen Orientierungsweise bereits in hohem Maße unabhängig sein dürften; diese ganze Reise macht viel eher den Eindruck, als ob das Tier sich vollkommen frei in bekannter Gegend bewegt und sich nach individuellen topochemischen und visuellen Einzelengrammen orientiert hätte. Man beachte beispielsweise nur, wie die Endetappe der Reise durch den Wiesentalus kanalisiert wird!

[1]) Das ist nach meinen Erfahrungen doch nicht ganz so ungewöhnlich, wie Cornetz glaubt. Allerdings stimme ich darin mit Cornetz überein, daß diejenigen Ameisen, die nicht gleich vom Nesteingang an eine längere Strecke in gerader Linie zurücklegen, gewöhnlich keine weite Reise unternehmen, sondern in der Nähe des Nestes bleiben.

VIII. Versuchsreihe: Einzelwanderungen mit künstlichen Terrainveränderungen.

Nr. 32. 1. *Tetramorium caespitum* L. (Fig. 22 B). 28. April 4^h p. m. Im Sonnenschein, 20^0 C am Schatten, windstill.

Ich bemerke bei x eines jener winzigen Tierchen, das mit einem Samenkorn beladen in OSO-Richtung über den Sandplatz wandert, schnurgerade in der Richtung auf ein 8 m entferntes Tetramoriumnest TN, das sich am Ostrande des Platzes befindet.

a) Ich lenke die Ameise mit dem Schuhe 25 cm nach links ab. Sie korrigiert die Ablenkung allmählich in schräger Linie, indem sie etwas mehr nach SO anhält.

b) Ich wische den mit spärlichem Sand bedeckten Boden ganz leicht mit der Hand: Das Tier stutzt einen Moment an der Grenze und geht weiter.

c) Ich lege ein Lineal quer über den Kurs der Ameise. Sie umgeht es nach langem Zögern (und wiederholter Umkehr) nach links und korrigiert dann wie bei a nach rechts, diesmal aber etwas prompter.

d) Ich kratze die oberste Bodenschicht (den spärlichen Sand) in einer Breite von 5 cm mit dem Taschenmesser weg: Starke Desorientierung, wiederholte Umkehr, Umgehungsversuche, endlich Überschreitung der Zone im Zickzack.

d 1. Wiederholung des gleichen Manövers: Diesmal dauert die Orientierungsstörung viel weniger lang.

d 2. Nochmalige Wiederholung: Nur kurzes Zögern, worauf die Zone überschritten wird.

Mittlerweile hat sich das Tierchen dem Neste schon bis auf 2 m genähert und wiederholt Kameraden angetroffen.

e) Ich ziehe mit dem fest aufgedrückten Finger einen Strich: Starke Desorientierung, beinahe wie in d!

2. *Myrmica laevinodis* Nyl. Nest am Ostrande des Platzes. (Fig. 23 A) 29. April 10^h 30 a. m. Im Schatten, ziemlich kühl; leichter Ostwind.

Eine *Myrmica* geht von N nordwestwärts; sie wandert sehr langsam, untersucht das Terrain überall auf das Genaueste, dringt häufig in Erdspalten ein und verweilt längere Zeit darin, ohne indessen größere »Forschungsflächen« zu beschreiben. Doch macht der Gang jedenfalls nicht den Eindruck jenes regelmäßigen Hin- und Herschwankens, welches nach Cornetz für die geradlinige

Anfangsstrecke der Einzelreisen charakteristisch sein soll, — er ist vielmehr ganz unregelmäßig und häufig unterbrochen. Bei z reiche ich der Ameise (nach Beginn der Rückreise) ein Stück Zucker; sie macht sich eifrig dahinter. Unterdessen bereite ich die folgenden Terrainveränderungen vor.

Nach einer halben Stunde tritt das Tier die Rückreise an.

a) Bei a habe ich den spärlichen Sand weggefegt und die darunterliegende Bodenschicht mit dem Fuße festgetreten. Deutliches Zögern, doch wird die 5 cm breite Zone ohne Schwankungen überschritten.

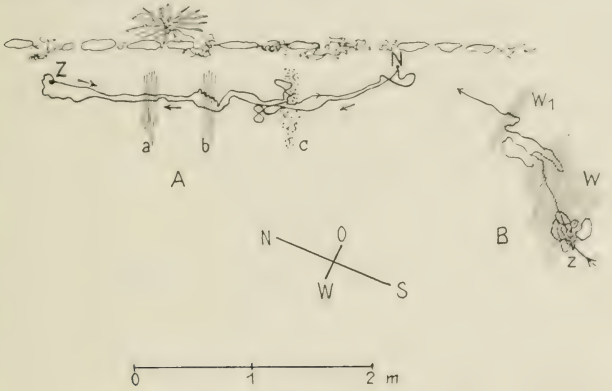


Fig. 23.

b) Gleiches Verfahren: Ganz kurzes Zögern, worauf die Stelle schräg überschritten wird.

c) Der Boden, der bei c mit Moos bewachsen ist, wurde mit einer dünnen Sandschicht bedeckt; der Bodenhabitus erscheint dadurch stark verändert. Die Ameise trifft auf die Stelle 8 cm östlich von der »Hinspur«. Sie zögert diesmal sehr lange, irrt unter wiederholten vergeblichen Versuchen, die Zone zu überschreiten, volle 7 Minuten in der Umgegend herum und wagt sich endlich zögernd hinüber. — Kurze Turnersche Kurve beim Nest.

3. *M. laevinodis*. Nest am Ostrande des Platzes (Fig. 23 B). 7. Juni, 6^h 30 p. m. Nach einer Regenperiode. Im Sonnenschein.

Eine *Myrmica* ist auf der Rückkehr zum Neste begriffen. Ich reiche ihr bei z ein Stück feuchten Zuckers. Während sie daran saugt, kratze ich den Sandboden bei W mit einer Schaufel

in einer Ausdehnung von 75 cm nestwärts weg. Die *Myrmica* verläßt den Zucker nach einer Viertelstunde genau in der Richtung, die sie früher inne hatte: sie geht auf dem gefegten Boden noch etwa 20 cm weit zögernd vor und kehrt dann um, zum Zucker zurück, wo sie wieder eine Weile saugt. Ein zweiter Aufbruch in der Richtung N schlägt ebenfalls fehl: Die Ameise wagt sich diesmal auf dem veränderten Boden noch weniger weit vor, macht wieder eine Schleife nach rechts und gelangt abermals zum Zucker zurück. Neuer Aufenthalt daselbst. Auch der dritte Versuch, die Zone zu überschreiten, gelingt nicht: Neue Umkehr, neuer, aber diesmal sehr kurzer Aufenthalt beim Zucker. Beim vierten Mal geht sie endlich doch zögernd und vorsichtig, den Boden abtastend, über die verhängnisvolle Zone — aber mit einem bedeutenden Richtungsfehler nach rechts. Sowie sie die Zone hinter sich hat, korrigiert sie diesen Fehler prompt. Ich kratze den Sand bei W_1 abermals ab: Neue Verwirrung, Umkehr bis nahe an W., dann wird die Stelle W_1 stark schlängelnd und wiederum unter starker Abweichung nach rechts überschritten und der Fehler sofort in der Richtung nach N korrigiert. —

4. *Lasius niger* L. Nest am Ostrande des Platzes? (Fig. 22, C, S. 145). 15. August, 2^h p. m. Im Sonnenschein, heiß. Der Platz ist mit einer 3 bis 5 cm dicken Sandschicht bedeckt.

Eine *Lasius* wandert vom Ostrande her fast schnurgerade quer über den Platz nach WSW.

a) Ich lenke sie wiederholt mit dem Finger ab. Sie flüchtet erschreckt ungefähr 30 bis 50 cm weit seitwärts, korrigiert dann die Ablenkung und nimmt ihre frühere Orientierung wieder auf.

b) Ich wische den Sand wiederholt vor der Ameise her, 30 cm bis 1 m breit mit dem Besen, ohne aber irgendwo den Grund zu entblößen. Die Lasius geht stets ohne im geringsten zu stutzen weiter.

c) Ich entblöße den Boden nahe dem Westrande des Platzes in einer Breite von 30 cm vollständig von der Sandschicht: Diesmal stutzt die Ameise deutlich, überquert aber die nackte Zone in verlangsamtem Tempo und stark schlängelnd und gelangt zu einem Einfaßstein, unter dem sich ein Lasiusnest befindet. —

5. *F. rufa* i. sp. L. Nest auf der östlichen Wiese. Spärlich begangene Durchgangsstrecke längs dem Ostrande des Sandplatzes bis zur Gegend des einmündenden Kiesweges (Fig. 22, D. Tp., S. 145).

12. Mai, 6^h 45′ p. m. Im Sonnenschein. Sonne tief am Horizont, ziemlich kühl.

Eine verspätete *Rufa* steigt vom Kiesweg auf den Sandplatz herab und traversiert ihn in südlicher Richtung. Ich kratze bei x die oberflächliche Bodenschicht 30 cm breit weg. Die Ameise kreuzt die Stelle ohne zu stutzen, hält aber etwas mehr nach SO als zuvor, in der Richtung auf einen in der Wiese stehenden Quittenbaum; sie betritt die Wiese und gelangt auf Tp zurück.

6. *F. sanguinea* Latr. (Fig. 22E, S. 145) Zweignester N_1 und N_2 am Nordwestrande des Platzes.

25. Mai, 10^h a. m. Warm. Im Schatten.

Ich lege bei L, 1 m 70 cm von N_2 entfernt, einen Lubbock-apparat, der mit Sanguineapuppen angefüllt ist, auf den Sand. Eine von N_2 kommende *Sanguinea* entdeckt die Beute und verweilt etwa eine halbe Stunde im Apparat, dann kommt sie mit einer großen (weiblichen) Puppe wieder zum Vorschein und schleppt diese Beute, bald vor-, bald rückwärts gehend, genau in der Richtung nach N_2.

Ich kratze die spärliche Sandschicht bei W etwa 15 cm breit mit dem Schuh weg: Die *Sanguinea* stutzt schon 5 cm vor der Zone und beschreibt eine ausgedehnte Schlangenkurve, wobei sie die Zone sogar überschreitet und trotzdem wiederholt umkehrt. Schließlich scheint sie sich bei x auf N_1 zu reorientieren. Ich wische wieder ausgiebig bei W_1. Neue Verlegenheit; das Tier lenkt, kaum 15 cm von N_1 entfernt, nach Nordosten um und scheint nun die Puppe zum Hauptnest N tragen zu wollen. Ich wische abermals bei W_2. Die Ameise wandert der Zone entlangt (in der Absicht, sie zu umgehen?) und kehrt dann plötzlich wieder nach den Zweignestern um. Diesmal überschreitet sie die Stelle W_1 und gelangt endlich — nach fast $^3/_4$stündiger Irrfahrt — nach N_1.

7. *F. sanguinea*. (Nicht gezeichnet.)

16. August, 5^h p. m. Eine *Sanguinea* »deportiert« eine zweite Ameise fremden Stammes von N 3 m in den Sandplatz hinein. Ich wische den ganzen, mit dicker Sandschicht bedeckten Platz hinter der Trägerin bis nach N mit dem Besen: Die Ameise kehrt, nachdem sie sich der andern entledigt hat, schnurstracks nach N zurück, ohne unterwegs im geringsten zu zögern. Desgleichen läuft die Deportierte, nach einigem Umherwandern an Ort und Stelle, in kürzester Zeit in die Nähe von N zurück: sie beschreibt dabei eine ausgezogene Zickzacklinie.

Anhang.

Die Einzelorientierung bei nahezu blinden Ameisen (*Solenopsis fugax*).

Nr. 33. Da mir gänzlich augenlose Ameisenarten nicht zur Verfügung standen, mußte ich mich, um auch ein Urteil über den Orientierungsmodus bei blinden Arten zu gewinnen, mit einigen Beobachtungen bei unserer einheimischen und überall häufigen *Solenopsis fugax* Latr. begnügen. Noch besser hätte diesem Zwecke freilich die mit nur eins bis fünf Facetten (an jedem Auge) versehene *Ponera contracta* Latr. entsprochen, die auch bei uns vorkommt, allein so selten, daß es mir in diesem Jahre nicht gelang, einer Kolonie habhaft zu werden. Immerhin ist auch *S. fugax* trotz ihrer sechs bis neun Facetten an jedem Auge (im Arbeiterstande) in bezug auf das eigentliche Sehen so gut wie blind, und dürften daher ihre Augen für die Raumorientierung — auch im Sinne der Lichtkompaßtheorie von Santschi — wohl kaum in Betracht kommen.

Ein ernsterer Nachteil, der diese Spezies zum Studium der Fernorientierung blinder Ameisen gerade nicht sehr geeignet erscheinen läßt, ist aber ihre versteckte diebische Lebensweise in den Wänden der Nester größerer Arten — denn da die *Solenopsis*, dank dieser »Kleptobiose« ihren Lebensunterhalt in völlig ausreichendem Maße unter der Erde finden, werden sie überhaupt keine Veranlassung haben, ihre unterirdischen Galerien zu verlassen, um auf der Erdoberfläche größere Wanderungen auszuführen: Ich mußte mir daher von vornherein sagen, daß die Fähigkeit der Fernorientierung bei dieser Art — falls sie überhaupt noch besteht — im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung jedenfalls rudimentär geworden sein dürfte, so daß aus dem Verhalten dieser Tiere keine allzuweiten Rückschlüsse auf die Orientierung oberirdisch lebender blinder Ameisen erlaubt wären. Auf der anderen Seite durfte ich aber auch erwarten, daß bei einer solchen Art die Gesetze einer allfällig vorkommenden oder künstlich provozierten Einzelwanderung (indem man die Tiere durch Nahrungsentzug zum Ausschwärmen aus dem Neste zwingt) immer noch besser zu studieren sein werden, als beispielsweise bei den ganz blinden *Eciton*-Arten, die überhaupt nur in dichten Kolonnen jagen.

Ich etablierte eine Kolonie von *S. fugax* (ohne ihre Wirtsameise) in einer runden Schachtel von 5 cm Durchmesser, die in den vier Quadranten unten mit je einer kleinen Öffnung versehen

war. Die Schachtel stellte ich ins Zentrum meines Drehtisches, der in einem einfenstrigen Raume am Fenster stand.

Ich konnte nun folgendes feststellen:

1. Die *Solenopsis* gingen nur einzeln aus, nie in Kolonnen; jedenfalls etablierten sie keine gemeinsam begangene Geruchsfährte zu den Beutestücken, die ich ihnen in einiger Entfernung vom Neste reichte[1]). Sie wandern mit schleichender Langsamkeit und palpieren unausgesetzt den Boden mit den Antennen.

2. Was vor allem auffällt, ist die absolute Unregelmäßigkeit der beschriebenen Wegkurven — und zwar schon vom Ausgangs-

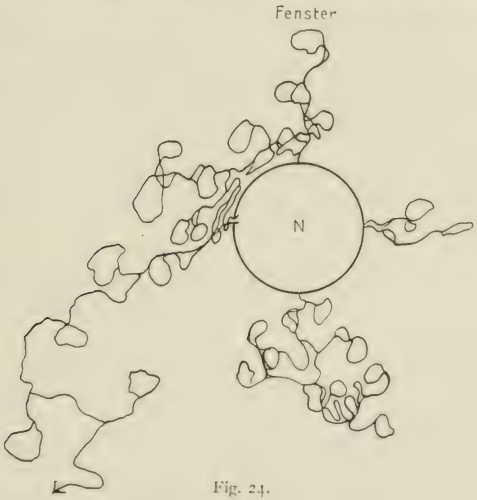


Fig. 24.

loche an: Da gibt es keine während längeren Strecken eingehaltene Hauptrichtung, sondern die Ameisen wechseln die Richtung ganz beliebig und alle Augenblicke. Sie wandern 1 bis 2 cm weit in unregelmäßig geschweifter Kurve, beschreiben dann einen kleinen Kreis, der sie wieder auf die »Hinspur« zurückführt, und folgen dann ihrer eigenen Hinspur aufs Genaueste eine Strecke weit rückwärts; dann beginnen sie an irgendeinem Punkte wieder seitwärts auszubiegen, worauf eine zweite ganz ähnliche Figur entsteht (Fig. 24). So entsteht

[1]) Dagegen beobachtete Forel (58) einmal, wie die Solenopsis scharenweise an die Oberfläche kamen, um über *Pratensispuppen*, die auf dem Boden zerstreut waren, herzufallen.

allmählich ein immer dichteres Geruchsnetz, das bei graphischer Darstellung einige Ähnlichkeit mit einem Gewirr von Weinranken hat und auf welchem ein und dieselbe Ameise oft 4- bis 5mal nacheinander immer die gleiche komplizierte Kurve beschreibt, bevor sie zufällig auf die zum Nesteingang führende Ranke gerät, wie ich das wiederholt gesehen habe. Worauf beruht aber dieses Geruchsnetz? Bei genauester Verfolgung mit der Lupe konstatierte ich, daß die *Solenopsis* alle Augenblicke in Intervallen von etwa einem halben Zentimeter das Abdomen in eigentümlicher Weise am Boden schleifen, was ihrem Gange etwas schwerfällig-humpelndes verleiht.

3. Der Bonnetsche Versuch ist auf dem Wandergebiete der *Solenopsis* stark positiv: Eine Unterbrechung des Geruchsnetzes mit dem Finger bewirkt langdauernde Orientierungsstörung und der Anschluß »an das andere Ufer« wird dabei lediglich durch Zufall gefunden.

4. Nicht minder auffallend als die sklavische Zurückverfolgung der Hinspur in Nestnähe ist die Leichtigkeit, mit der sich diese Tierchen verirren, sobald sie sich etwas weiter (über 10 cm) vom Neste wegwagen: Sie verlieren ihre Spur an irgendeinem Punkte und verfallen sogleich in ein ganz planloses Herumirren, das sie nur durch reinen Zufall und oft erst nach mehreren Stunden wieder in Nestnähe zurückführt.

5. Eine *Solenopsis*, die auf das Geruchsnetz einer anderen gesetzt wird, ist imstande, dasselbe zu verfolgen, nicht aber (ebensowenig wie auf der eigenen Spur) die Richtung zum Neste anders als durch Ausprobieren zahlreicher »Ranken« zu unterscheiden.

6. Eine Drehung des Tisches um 90° und 180° schien auf die Orientierung der *Solenopsis* gar keinen Einfluß zu haben; — jedenfalls konnte ich mich dabei niemals von dem Eintritt einer virtuellen Orientierung überzeugen.

Diese Beobachtungen bestätigen im wesentlichen die Angaben Santschis über die Orientierung bei der ganz blinden *S. Lou*, sie zeigen, daß man es hier mit ausschließlichen Geruchstieren zu tun hat, die ihre Spur höchstwahrscheinlich aktiv mittels des Analdrüsensekretes markieren und so imstande sind, ihren eigenen einmaligen Hinweg mit Sicherheit zurückzuverfolgen. Allerdings ist diese Fähigkeit — wie überhaupt die Fähigkeit der Fernorientierung bei unserer Art höchst rudimentär, namentlich verglichen mit der fabelhaften Schnelligkeit, mit der sich die blinden *Eciton* (nach Forel 63) auf unbekanntem Terrain zurechtfinden.

Die Tatsache, daß bei blinden Ameisen eine virtuelle Orientierung in keiner Weise zu erzeugen ist, ist zugleich ein ausgezeichneter negativer Beweis für die Abhängigkeit dieses Phänomens von dem Gesichtssinn der Ameisen.

Zusammenfassung und Besprechung der Resultate der VII. und VIII. Versuchsreihe.

Wenn wir von den Resultaten bei der nahezu blinden *S. fugax* absehen, so bestätigen die vorstehenden Beobachtungen im allgemeinen die von Cornetz für die Einzelwanderung der Ameisen aufgestellten Grundregeln, nämlich:

1. Eine einzeln wandernde Ameise läuft in der Regel nicht auf einer Geruchsspur;

2. sie kehrt auch nicht auf ihrer eigenen »Hinspur« zurück, sondern beschreibt eine von der Hinkurve vollständig unabhängige Rückkurve (auch der Form nach), die jener aber gewöhnlich mehr oder weniger parallel ist;

3. die Einzelreise ist kein regelloses Umherirren, sondern erfolgt gewöhnlich in einer mehr oder minder geraden Hauptrichtung, die nach vorübergehenden seitlichen Abweichungen (sogen. »Forschungsflächen«) jedesmal mit bemerkenswerter Genauigkeit wieder aufgenommen wird (Konstanzregel).

Im einzelnen möchten wir mit Rücksicht auf einige aus unseren Beobachtungen sich ergebende Nebenbefunde hierzu noch folgendes bemerken:

Ad 1 und 2: Daß isoliert wandernde Ameisen keiner Geruchsspur folgen, konnten wir bei der *L. niger* des Versuches 32, 4 durch das Wischen der Sandschicht (ganz ähnlich wie bei den *Sanguinea* des Versuches 23e auf der Durchgangstrecke) einwandfrei beweisen. Auf der anderen Seite zeigte es sich aber auch hier — wie bei den eben erwähnten *F. sanguinea* auf ihrer Durchgangsstrecke — daß gröbere, bei der Rückkehr gesetzte Bodenveränderungen auch von den einzeln wandernden Ameisen in den meisten Fällen bemerkt wurden und eine mehr oder minder deutliche Orientierungsstörung bewirkten. Daraus folgt, daß diese Einzelwanderer irgendwelche Engramme von der allgemeinen Beschaffenheit des Bodens, über den sie gewandert sind, besitzen müssen — sei es, daß sie dieselben auf der aktuellen Hinreise oder auf früheren Reisen erworben haben.

Wird eine gleichartige gröbere Terrainveränderung wiederholt nacheinander bei der gleichen Heimreise gesetzt (Versuch 32, 1, 2), so beobachtet man im weiteren, daß das Tier auf die später folgenden Veränderungen viel schwächer und schließlich fast gar nicht mehr reagiert. Setzt man aber jetzt eine neue, von den früheren qualitativ verschiedene Veränderung (32, 1e und 2c), so erfolgt wieder eine stärkere Reaktion, die sich als erhebliche Orientierungsstörung äußert. Es beruhte also die allmähliche Abschwächung der Reaktion auf die ersten Veränderungen nicht etwa — wie man vielleicht vermuten möchte — auf dem zusehens überhandnehmenden »Heimkehrbestreben« der Ameise, sondern auf der Bildung eines neuen individuellen Engramms: Die betreffende erste Veränderung — aber nur diese — wurde von dem Tiere offenbar als »harmlos« erkannt!

Ad 3: Wenn es auch im allgemeinen zutrifft, daß die Einzelwanderung von einer mehr oder minder geradlinigen Hauptrichtung (oder von mehreren solchen) beherrscht wird, so zeigt doch die Beobachtung bei jener *Myrmica* Nr. 31, 2, daß unter Umständen auch sehr unregelmäßige, bogenförmige Kurven vorkommen können. Es geht wohl kaum an, den ausgedehnten Dreiviertelkreis, den die *Myrmica* in diesem Falle beschrieb, als sogenannte »Forschungsfläche« aufzufassen.

Daß solche scheinbar ganz unregelmäßigen Reisen gelegentlich vorkommen, wird zwar auch von Cornetz zugegeben und durch einige seiner Skizzen belegt; — allein in diesen Fällen sucht sich Cornetz, um die Allgemeingültigkeit seiner Konstanzregel zu retten, einfach dadurch zu helfen, daß er sämtliche, in annähernd gleicher Richtung verlaufenden Teilstrecken einer solchen Reise addiert und nun feststellt, welche Richtung über die andern überwiegt. Auf diese Weise gelingt es ihm dann natürlich immer, eine »Hauptrichtung« herauszudividieren — um so eher, als er zu dieser »Hauptrichtung« ohne weiteres auch diejenigen Strecken der Hinreise rechnet, die das Insekt im umgekehrten Sinne zurückgelegt hat — ja sogar noch alle senkrecht zu derselben stehenden Strecken. Daß ein solches Verfahren, mit dem man natürlich alles beweisen kann, trotz seiner mathematischen Pseudoexaktheit bei psychobiologischen Untersuchungen absolut unzulässig ist, braucht kaum noch ausdrücklich betont zu werden. —

Im weiteren zeigte die Beobachtung der Hinreise bei Nr. 32, 2, daß der geradlinige Anfangslauf durchaus nicht immer jenes stetige, sinusartige, regelmäßige »Hin- und Herschwanken« zu sein braucht,

von dem Cornetz spricht; denn die *Myrmica* benahm sich auf dieser Hinreise höchst ungezwungen und unterbrach ihre Wanderung alle Augenblicke durch genaue Untersuchung vorhandener Löcher und Erdspalten usw.

Wenn aber somit dieses regelmäßige Hin- und Herpendeln am Anfang der Hinreise nicht gesetzmäßig in allen Fällen vorkommt, so folgt daraus, daß dieses Phänomen unmöglich die »Ursache« der Konstanz der Reiserichtung sein kann, wie Cornetz sich einbildet. Auch die Erklärung, die Cornetz von der phylogenetischen Entstehung des geradlinigen Anfangslaufes gibt — daß nämlich derselbe durch den vollkommenen Nahrungsmangel in der Nähe des Nestes bedingt sei (so daß die Ameisen in Nestnähe niemals durch die Gegenwart von Nährstoffen zur Seite abgelenkt werden) — auch diese Erklärung kann ich nicht als stichhaltig anerkennen: Denn es ist in der Tat nicht einzusehen, weshalb die Ameisen (und besonders die Insektenjäger) nicht ebensogut in der Nähe des Nestes auf Beute stoßen können. Tatsächlich zeigten mir auch meine Beobachtungen (bei *Myrmica*) häufig, daß ausgedehnte »Forschungsflächen« auch in unmittelbarer Nestnähe, am Anfang der Reise, vorkommen können (Beispiel: Nr. 31, 4).

Noch ein Wort zur Turnerschen Kurve! Es ist eine eigentümliche Tatsache, daß die von Einzelreisen heimkehrenden Ameisen, die die Richtung nach dem Neste oft in großer Entfernung von demselben mit staunenswerter Genauigkeit eingehalten haben, diese exakte Richtung oft aufgeben, sobald sie in Nestnähe angekommen sind und nun enge konzentrische Kurven um den Nesteingang beschreiben, wobei sie sich demselben immer mehr nähern, bis sie endlich darin verschwinden[1]. Man hat dieses Phänomen bekanntlich als ein »Suchen nach dem Nesteingang« gedeutet. So zutreffend diese Deutung für die meisten Fälle sein mag, so möchte ich doch mit Rücksicht auf meine Beobachtung 31, 1 davor warnen, nun jede in der Nähe des Nestes beobachtete Turnersche Kurve ohne weiteres als Suche nach dem Nesteingang anzusprechen: Ich habe ähnliche Kurven bei *Myrmica* verhältnismäßig häufig gesehen, wo leer aus der Ferne heimkehrende Individuen die nächste Umgebung des Nestes oft während längerer Zeit (5 Minuten bis eine Viertelstunde!) in aller Gemütlichkeit ringsum absuchten, bevor sie sich definitiv entschlossen, ins Nest zu gehen.

[1]) Nach Cornetz (21a) verhält sich die Zahl der direkten Heimreisen zu denen mit Turnerscher Schlußkurve bei *Cataglyphis bicolor* ungefähr wie 1:4.

In einer interessanten Studie (33) hat Cornetz versucht, die Turnersche Kurve näher zu analysieren, und ist dabei zu dem Resultate gekommen, daß die Ameisen selbst von der nächsten Umgebung des Nestes nur eine sehr diskontinuierliche Kenntnis besitzen. Was sie davon »kennen«, sei lediglich eine beschränkte Anzahl isolierter Punkte (»comme un petit catalogue de lieux connus isolés dans l'inconnu«), die untereinander in keiner assoziativen Beziehung ständen. Dagegen soll sich an jedes »Gesichtsbild« eines solchen bekannten Punktes die Richtung des Nestes assoziieren[1]). Die Entstehung dieser Kenntnis denkt sich Cornetz so, daß die betreffende Ameise auf früheren Reisen einmal an jedem dieser Punkte Halt gemacht und sich dabei die (visuellen?) Details desselben eingeprägt habe.

Gegen diese Lehre müssen bei näherem Zusehen doch zwei gewichtige Einwände erhoben werden, von denen der zweite mit demjenigen identisch ist, welchen wir der Cornetzschen Hypothese eines »absoluten Richtungssinnes« überhaupt entgegengehalten haben und auf die wir an dieser Stelle kurz eingehen müssen:

Erstens erscheint es bei unbefangener Prüfung der Tatsachen doch schwer verständlich, wie die Ameisen dazu kommen sollten, von einem mitten in einer einförmigen Sandfläche gelegenen Punkte, der sich selbst für unser Auge durch nichts vor der Umgebung auszeichnet, ein differenziertes (und dazu noch visuelles) Einzelengramm aufzunehmen; — es ist dieser Einwand, wie man sieht im Prinzip der nämliche, welcher der konsequenten Anwendung der Forelschen Hypothese auf alle (auch experimentell vereinfachten) Verhältnisse entgegensteht.

Zweitens: Aber selbst, wenn sich die Sache so verhielte, so könnte die Ameise (oder irgendein anderes Wesen) mit einer derartigen isolierten Kenntnis offenbar gar nichts anfangen: Vor allem würde diese Kenntnis für die Orientierung in bezug auf einen zweiten, entfernten Punkt (das Nest) vollkommen wertlos sein ohne eine Assoziation mit weiteren Ortsengrammen, die eine kontinuierliche Kette bis zu dem betreffenden Zielpunkte bilden und

[1]) Diese »bekannten Punkte«, bei welchen die Ameise sofort die genaue Richtung des Nestes einschlägt, können unter Umständen sehr weit von letzterem entfernt sein. So fand Cornetz (21) beispielsweise bei *Cataglyphis* solche in Entfernungen von 9,3 m (Nr. 3), 6,5 m, 5,4 m, 8,6 m und 4,6 m (Nr. 4). Da muß man sich doch nachgerade fragen, ob diese Ameisen wirklich in so »unbekannte« Weiten reisen?

die das Tier sukzessive verfolgen kann; — zum mindesten kann eine der Orientierung dienende Richtungsangabe nur dann entstehen, wenn mindestens zwei solche in der betreffenden Richtung gelegene und synchron bzw. in der akoluten Reizphase miteinander assoziierte Punkte im Raume gegeben sind. In diesem Falle wäre nämlich das Tier — falls seinem Laufe keine außerordentlichen Hindernisse entgegentreten — zur Not imstande, die Richtung nach N, wie sie durch die Verbindungslinie der beiden Punkte angezeigt wird, mittels des kinaesthetischen Gleichgewichtssinnes wenigstens noch eine Zeitlang mit mehr oder minder großer Genauigkeit einzuhalten, auch nachdem es den zweiten Punkt längst hinter sich hat. Das geometrische Axiom, daß eine Gerade durch zwei Punkte bestimmt ist, nicht aber durch einen allein, dürfte doch wohl auch für die Ameisen seine unbedingte Gültigkeit haben!

Trotzdem ist nicht zu leugnen, daß Ameisen die merkwürdige Fähigkeit besitzen, bei Ankunft in relativer Nestnähe — oft schon in beträchtlicher Entfernung vom Nest) allfällig gemachte Richtungsfehler an irgendeinem Punkte plötzlich und mit bemerkenswerter Genauigkeit zu korrigieren; — auch unsere eigenen Kurven liefern mehrere Beispiele dieses Phänomens. Ich stimme mit Cornetz darin überein, daß die Annahme des Vorhandenseins eines mehr oder minder weit um das Nest ausgebreiteten Geruchsnetzes zur Erklärung der Erscheinung nicht genügt, — aber nicht allein deshalb, weil dieselbe auch unmittelbar nach heftigen Regengüssen in ganz gleicher Weise beobachtet wird [Cornetz][1], sondern hauptsächlich auch aus dem Grunde, weil ein solches Geruchsnetz doch viel zu diffus wäre, um eine so exakte Richtungsangabe nach N zu vermitteln, wie sie in so vielen Fällen beobachtet wurde.

Eine zweite Möglichkeit wäre die, daß die in Nestnähe zurückgelangte Ameise die Stridulationen ihrer Nestgenossen vernimmt und die Lage des Nestes darnach lokalisiert. Das dürfte aber doch kaum über eine Entfernung von einem halben Meter hinaus möglich sein, und überdies wäre dann nicht einzusehen, weshalb diese Stridulationen nur von wenigen bestimmten Punkten aus vernehmbar sein sollten.

Am wahrscheinlichsten scheint mir eine dritte Annahme, nämlich die, daß die Ameise an den betreffenden Punkten (= points connus C

[1]) Nach meinen Beobachtungen bei *Myrmica* dürfte sich übrigens das besagte Geruchsnetz schon längst wieder hergestellt haben, bis die erste nach einem Regenguß ausgerückte Ameise von ihrer Fernreise wieder zurückkehrt.

von Cornetz) irgendwelche Gesichtswahrnehmungen macht, welche sie über die genauere Lage des Nestes orientieren — aber nicht wie Cornetz glaubt, das lokale Gesichtsbild des betreffenden Ortes selbst, sondern gewisse visuelle Fernwahrnehmungen, mit welchen die relative Lage des Nestes assoziiert ist, — ähnlich wie der Leuchtturm dem Seemann bei Nacht die Lage des Hafens von weitem anzeigt: Eine verschwommene Wahrnehmung gewisser großer Objekte, die unmittelbar neben oder hinter dem Neste stehen. Die relative Undeutlichkeit dieser Gesichtseindrücke würde dann auch erklären, weshalb die Richtung nach dem Nesteingang nicht absolut genau, sondern nur von ungefähr eingehalten werden kann, so daß später neue Korrekturen nötig werden — und der Umstand, daß die plötzliche Richtungsänderung nur an ganz bestimmten Punkten erfolgt, könnte damit zusammenhängen, daß das betreffende Objekt nur so lange erkannt und mit der Lage des Nestes assoziiert wird, als es unter einem ganz bestimmten Gesichtswinkel erscheint. Vermutlich wirken aber in unmittelbarer Nestnähe alle drei Momente: das Geruchsnetz, die Wahrnehmung der Stridulationen zahlreicher Nestgenossen (?) und Gesichtsbilder zusammen, um der aus der Ferne ankommenden Ameise eine sukzessive Korrektur allfälliger Richtungsfehler zu ermöglichen. Und in den (doch wohl häufigeren) Fällen, wo die Umgebung des Nestes auch gewisse charakteristische topische Verhältnisse aufweist, dürften sich zu diesen Richtungsengrammen auch noch topische und topochemische Einzelengramme hinzugesellen, um den Engrammschatz zu vervollständigen, welchen die Ameise von der Umgebung ihres Nestes besitzt. Diese ganze Frage bedarf aber noch eines eingehenden Studiums, und wir werden im Laufe der folgenden Untersuchungen noch wiederholt auf dieselbe zurückzukommen haben.

IX. Versuchsreihe: Transportexperimente.

Nr. 34. A. Wasmanns Versuch.

Der Wasmannsche Versuch: Aufnahme einer Ameise von ihrem Wege, Desorientierung durch irgendwelche Drehungsmanöver und Rückversetzung auf den gleichen Punkt ergab mir auch bei isoliert wandernden Ameisen (*Tetramorium, Myrmica, Lasius, Formica, Camponotus*) stets das gleiche Resultat wie auf Durchgangsstrecken (vgl. S. 120): Die Tiere liefen, wieder auf den Boden zurückgelangt, ausnahmslos in der früheren Richtung weiter — ganz gleichgültig, in welcher Entfernung vom Nest das Experiment gemacht wurde.

Nr. 35. B. Piéron-Cornetzscher Transport: Seitliche Deportation.

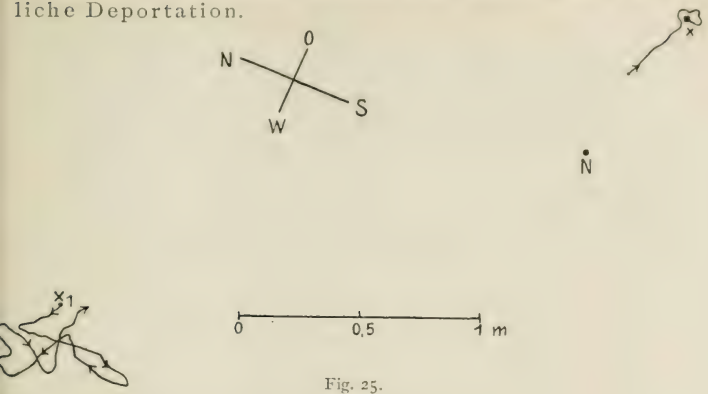


Fig. 25.

1. *M. laevinodis*, Nest mitten auf dem Sandplatze (Fig. 25).

27. April, 5h p. m. 20° C am Schatten. Punkt x im Sonnenschein, Terrain bei x_1 von langen Schatten bedeckt.

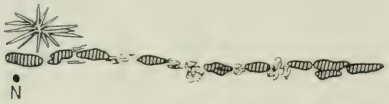
Fig. 26.

Eine *Myrmica* wandert von N ostwärts. Ich reiche ihr bei x ein Stück Zucker. Transport nach x_1, zugleich Drehung des Zuckers um 180°. Nach 15 Minuten steigt die Ameise vom Zucker herab, läuft 10 cm in virtueller Orientierung westlich, stutzt und beginnt eine wirre exzentrische Kurve. (Relativ zu groß gezeichnet!)

2. *M. laevinodis*, Nest am Westrande des Platzes (Fig. 26, MN).

7. Juni, 6h 30′ p. m. Im Schatten.

Ein Stück Zucker mit fünf *Myrmica* wird von x nach x_1 transportiert und mehrmals gedreht; der Boden rings um x_1 wird von der spärlichen Sandschicht entblößt. Die Ameisen verlassen den Zucker nacheinander wie folgt: Nr. 1 und 2 gehen von Anfang an falsch (kaum 2 cm in virtueller Orientierung), Nr. 3 und 4 anfänglich in virtueller Orientierung; einzig Nr. 5 macht eine regelrechte Piéron-Cornetzsche Kurve, indem sie volle 1,85 m, also ungefähr $^2/_3$ der Gesamtstrecke x-M-N in virtueller Orientierung zurücklegt; dann folgt (80 cm zu früh) eine exzentrische Kurve.



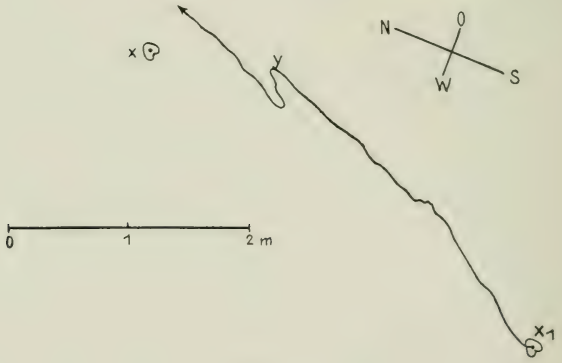


Fig. 27.

3. *M. laevinodis*, Nest am Ostrande des Platzes (Fig. 27).

8. Juni, 11h a. m. Im Sonnenschein.

Auf einem Geranienblatt mit Zuckersaft eine *Myrmica*. Transport von x nach x_1, also in direkter Verlängerung der Richtung xN. — 2 m lange virtuelle Orientierung (also mehr als die Hälfte der Streke xN zu weit), bis y; dort kurzes Schwanken mit Gegenrichtung, dann Reorientierung nach N.

4. *M. laevinodis*, Nest in den Steinritzen der Verandatreppe (Fig. 28, S. 161).

20. Juli, 3h p. m. Im Sonnenschein.

Zu beiden Seiten der Treppe stehen zwei runde, 40 cm hohe Kübel mit Oleanderstöcken A und B. Der kreisrunde obere Rand der hölzernen Kübel überragt das Niveau der Topferde um etwa 3 cm. — Ich lege auf den Südrand des Kübels A (bei x) ein Stück Zucker. Nach einer Stunde finde ich eine *Myrmica* daran. Ich fege den Erdboden des Kübels mit einer Scherbe. Die Ameise durchmißt den Boden des Kübels ohne zu stutzen in nördlicher Richtung, erklettert den gegenüber-

liegenden Rand, steigt an der Wand des Kübels hinunter und gelangt über zwei Treppenstufen wieder ansteigend nach N. Wenige Minuten später sehe ich zwei Ameisen (vermutlich die erste Ameise mit einer Gefährtin) aus dem Nestloche kommen und dem Kübel A zustreben, ziemlich genau entsprechend dem Heimwege der ersten Ameise. Die eine der beiden Ameisen gewinnt bald einen bedeutenden Vorsprung vor der anderen, da sie sehr rasch und ohne herumzusuchen direkt aufs Ziel marschiert; sie findet auch den Zucker sehr bald, während das zweite Tier noch weit zurück ist und anscheinend große Mühe hat, die Spur zu verfolgen. Schließlich gelangt sie aber auch zum Zucker.

a) Während beide Ameisen am Zucker saugen, lege ich diesen nach x_1, auf den Nordrand des Kübels B.

Resultat: Die erste Ameise verläßt den Zucker in nördlicher Richtung, gelangt natürlich sofort an den Abgrund und ist augenscheinlich vollständig desorientiert: Sie macht nicht einmal einen Versuch, die Nordwand des Kübels in virtueller

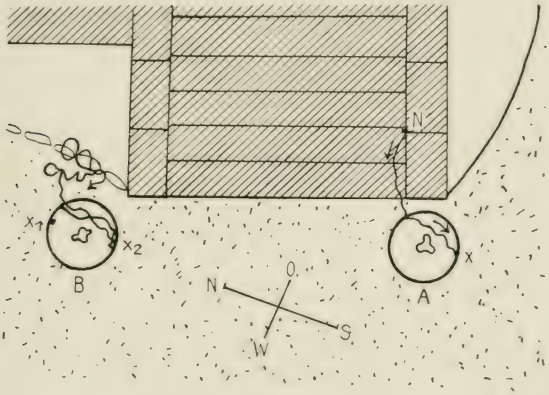


Fig. 28.

Orientierung hinabzusteigen, sondern dreht sich längere Zeit in nächster Nähe des Zuckers im Kreise herum und fängt zuletzt, als sie zufällig auf den Zucker stößt, wieder an zu saugen.

b) Nun lege ich den Zucker mit den beiden Ameisen auf den Südrand des Kübels B, nach x_2 (also entsprechend seiner ursprünglichen Lage auf Kübel A).

Resultat: Jetzt steigt die zweite Ameise zuerst vom Zucker: Sie steigt nordwärts vom Kübelrande auf die Erde hinunter, durchquert die Topferde des Kübels in schönster virtueller Orientierung, erklettert den jenseitigen Rand und beginnt an der Nordwand des Kübels B herabzusteigen. Nach 15 cm stutzt sie, kehrt um bis auf den Rand, versucht den Abstieg wiederholt an anderen Stellen, wandert dann lange Zeit suchend teils auf der Erde des Kübels, teils auf dem Rande desselben herum und entschließt sich endlich, an der Nordwand bis auf den Kiesweg herabzusteigen. Dort geht sie wieder etwa 10 cm in virtueller Orientierung und beginnt dann endlose exzentrische Wanderungen, deren Ende ich nicht abwarten kann.

Mittlerweile hat auch die erste Ameise den Zucker wieder verlassen: Sie geht zunächst wie Nr. 2 in virtueller Orientierung quer durch den Kübel (allerdings zögernd und etwas im Zickzack) und versucht an der Nordwand abzusteigen. Sowie sie aber den Rand des Kübels erreicht hat und einige cm abgestiegen ist, versagt die virtuelle Orientierung auch bei diesem Tiere, und es beginnen die erfolglosen Versuche den Abstieg zu machen und die Wanderungen auf dem Kübel (wobei sich die beiden Tiere wiederholt treffen und die Fühler kreuzen). Das weitere konnte ich nicht abwarten. —

Diese Beobachtung ist für die Frage der mnemischen Engraphie auf Einzelwanderung von dem allergrößten Interesse.

Wir versetzten zwei Ameisen auf einem Stück Zucker nacheinander auf zwei entgegengesetzte Punkte x_1 und x_2 eines dem originalen Terrain A in allen Einzelheiten fast spiegelbildlich ähnlicher Komplexes B, und zwar entsprach die Orientierung des Zuckers bei x_2 derjenigen auf dem Komplex A, während bei x_1 diese Orientierung (in bezug auf die räumliche Sukzession der topischen Einzelheiten) genau die umgekehrte war. Bei x_1 zeigte sich die (erste) Ameise vollständig desorientiert und weigerte sich, eine virtuelle Orientierung (in bezug auf die Lichtrichtung) einzugehen, während von x_2 aus beide *Myrmica* zunächst ohne weiteres in virtueller Orientierung über das fremde Terrain gingen: Folglich war es bei x_1 nicht das Fehlen der Geruchsspur, was die Ameise in erster Linie desorientierte, sondern die Umkehrung der allgemeinen Topik des Bodens. Das Experiment beweist somit, daß sogar eine *Myrmica* sehr wohl imstande ist, auf einer Einzelreise, und zwar schon nach einmaliger Wiederholung derselben, die allgemeinen topochemischen und visuellen Verhältnisse des durchwanderten Terrains zu engraphieren. Diese Engramme betreffen allerdings keine feineren Einzelheiten, sondern haben einen mehr »globalen« Charakter; sie sind aber in ihrer Sukzession doch wohl geordnet, so daß eine räumliche Umkehrung der Reihenfolge der entsprechenden Originalkomplexe eine vollständige Desorientierung zur Folge hat und eine virtuelle Lichtorientierung nicht mehr zustande kommen kann.

Weshalb gaben aber die Tiere auch im Versuch b ihre virtuelle Orientung auf, als sie auf der Nordwand des Kübels B herabstiegen, die ja im ganzen ebenfalls durchaus derjenigen des Kübels A entsprach? Der Widerspruch löst sich sehr einfach, wenn man sich die räumliche Stellung der beiden Kübel in bezug auf die Verandatreppe vergegenwärtigt: Wie aus der Figur er-

sichtlich, stand nämlich der Kübel A dicht neben der untersten Mauerstufe, welche die Treppe auf der Südseite begrenzt und die den oberen Rand des Kübels noch ungefähr 5 cm überragt, so daß die an der Nordwand des letzteren absteigenden Ameisen gleichsam wie in einer tiefen dunkeln Schlucht wanderten. Anders der Kübel B; dieser stand seitwärts von der Treppe frei, und die an der Nordwand absteigenden Ameisen blickten somit, anstatt in eine dunkle Schlucht, in eine helle Leere hinaus. Von diesen von A vollständig abweichenden visuellen Verhältnissen bei B konnten sie aber, da der Rand des Kübels die Topferde noch um etwa 3 cm überragt, natürlich erst dann etwas bemerken, als sie diesen nördlichen Rand (bei x_1) erklettert hatten, nicht aber, solange sie noch über die Erde des Kübels wanderten.

5. *L. niger*, Nest am Westrande des Platzes (Fig. 26, S. 159).

7. Juni, 6h p. m. Im Sonnenschein, ziemlich kühl.

Eine *Lasius*, wahrscheinlich von N kommend, besteigt bei z ein Stück feuchten Zuckers. Transport nach x. Die Ameise verläßt den Zucker nach einer halben Stunde, wandert etwa 50 cm in leidlicher virtueller Orientierung und beginnt dann die »recherche excentrique«.

6. *F. rufa*, Durchgangsstrecke Tp zu einem kleinen Bäumchen B, das von den Ameisen besucht wird (Fig. 26, S. 159). (In Wirklichkeit ist B und y 24 m Luftlinie von y_1 entfernt.)

4. Juni, 11h 30′ a. m. Im Sonnenschein, heiß.

Bei y ein Geranienblatt mit Zuckersaft, an dem zwei *Rufa* lecken. Transport nach y_1 (gleichartiges Terrain), in den Schatten eines Johannisbeerstrauches. Unterwegs springt die eine der beiden Ameisen ab, die zweite erschrickt beim Ablegen des Blattes; sie wandert unruhig auf dem Blatte herum und tastet ringsum den Erdboden mit den Fühlern ab, worauf sie zum Zucker zurückkehrt. Das gleiche tut sie noch mehrmals, wenn ich sie störe, doch entfernt sie sich dabei nie weiter als 5 cm vom Blatte. Um 12h m. verläßt sie das Blatt endlich definitiv, und zwar zunächst nicht in virtueller Orientierung, sondern in östlicher Richtung; dann kehrt sie (am Rande des Sandplatzes, den sie nicht betritt) um, geht 2.80 m weit in leidlich guter virtueller Orientierung, nimmt wieder Gegenrichtung bis zum Blatte zurück und beginnt dann eine exzentrische Kurve (nur der Anfang gezeichnet).

7. *F. sanguinea* (Fig. 26, S. 159).

7. Oktober, 2h 30′ p. m. Im Sonnenschein, warm.

Eine große Sanguinea geht von N auf dem Talus ostwärts. Bei a (im Begriff umzukehren) Transport nach b, mitten auf den Sandplatz: Kurzes Schwanken im Sinne einer virtuellen Orientierung, dann bemerkenswert genaue Reorientierung nach N. Ich schichte bei W. einen 10 cm hohen Sandwall auf. Schon 20 cm vor demselben deutliche Desorientierung: Die Ameise geht längs dem Walle nach links, kehrt um, übersteigt den Wall und reorientiert sich 20 cm jenseits desselben prompt nach N.

C. Transport vom Nest weg.

Als Cornetz den (für eine indirekte Orientierung selbstverständlichen) Satz aufstellte: »Le retour est fonction de l'aller«, da dachte er wohl in erster Linie an aktuelle Hinreisen und konnte sich dabei auf die altbekannte Tatsache berufen, daß Ameisen, die beim Neste abgefangen und in angemessener Entfernung von diesem ausgesetzt werden, nicht imstande sind, eine direkte Rückkehr zu bewerkstelligen, sondern ihr Nest meist erst nach langen Irrfahrten rein zufällig wiederfinden.

Auf der anderen Seite hat Cornetz (20, S. 39 ff.) selbst über einige merkwürdige Fälle berichtet, wo beim Nesteingang (unter dem Randstein eines Trottoirs) abgefangene und mehrere Meter entfernt auf einer Chaussee ausgesetzte Ameisen (*Messor barbarus* i. sp.) sich augenblicklich reorientierten — aber nicht nach dem Neste, sondern merkwürdigerweise in der Richtung einer Ameisenfährte, welche vor drei Tagen (!) vom Nest aus erst eine Strecke weit dem Randstein entlang nach rechts verlaufen war und dann die Straße schräg gekreuzt hatte! Am Randstein angekommen, gingen aber alle fünf Ameisen falsch, nämlich nach links — also genau so, als ob sie auf jener Fährte heimkehren würden — und entfernten sich somit zusehends vom Neste. Leider sagt uns Cornetz nichts darüber, wie lange die Tiere noch in diesem Irrtum verharrten und wie sie denselben später korrigierten; — dagegen erwähnt er ausdrücklich, daß das bewußte Trottoir vor einem kleinen Hause gelegen sei. Anstatt nun aus diesen Tatsachen die Möglichkeit abzuleiten oder wenigstens zu prüfen, ob nicht der Gesichtseindruck dieses Hauses — oder irgendeines anderen großen Objektes — den Ameisen als Anhaltspunkt für ihre virtuelle Orientierung gedient haben könnte[1]), erblickt Cornetz in diesen Fällen nur wieder einen weiteren Beweis für seine absurde Richtungssinn-Theorie und nimmt allen Ernstes an, daß hier eine absolute Richtungsangabe noch nach drei Tagen im Gehirne seiner Ameisen herumgespukt habe, nämlich eine — von allen Objekten des äußeren Raumes völlig losgelöste — Erinnerung an die Richtung jener Fährte, auf welcher sie vor drei Tagen über die Straße gegangen waren!

Man höre dagegen die folgende Beobachtung von Santschi (96):

[1]) Diese naheliegende Möglichkeit kam für Cornetz offenbar deshalb nicht in Betracht, weil er irrtümlich alle occellenlosen (und somit auch mit verhältnismäßig wenig zahlreichen Fazetten ausgestatteten) Ameisen für praktisch so gut wie blind hält.

Dieser Autor fand in einer Ebene am Fuße einer vereinzelten Dattelpalme ein Nest des *Camponotus maculatus subsp. barbaricus*. Als er nun einzelne Ameisen beim Neste abfing und in einer Entfernung von 2—3 m rings um den Baum aussetzte, liefen alle Tiere sofort im Radius zu dem Baume zurück, ganz gleichgültig, in welcher Himmelsgegend sie ausgesetzt wurden! Der Fall ist allerdings für das Vorhandensein eines mit der Lage des Nestes assoziierten Gesichtsengramms noch nicht ganz beweisend, da die Ameisen ja möglicherweise unter jener Palme einfach Schutz vor den Sonnenstrahlen gesucht haben konnten — ohne dieselbe in irgendeine assoziative Beziehung zur Lage des Nestes zu bringen (also ähnlich wie jene *L. fuliginosus* bei Forel [58], die sich, auf der sonnigen Landstraße ausgesetzt, beständig nach dem Körper des Beobachters orientierten, indem sie ihn offenbar mit einem schattenspendenden Baume verwechselten). Aber eines beweist dieser Versuch mit Sicherheit: Daß diese (nicht einmal besonders gut sehenden) Ameisen ein großes Objekt aus einer Entfernung von 2—3 m wahrnahmen und sich nach ihm zu orientieren imstande waren.

Daß die virtuelle Lichtorientierung in positiven Fällen dieser Kategorie (Transport vom Neste weg) als Erklärungsmöglichkeit von vornherein ausscheidet, bedarf wohl keiner näheren Auseinandersetzung: Es ist ja klar, daß (da die Richtung der Lichtstrahlen sich mit jeder Stunde ändert und die Lokalisation der Lichtquelle im Auge der Ameise somit nicht allein von der Richtung der betreffenden Strecke x N, sondern auch von der Tageszeit abhängt) bei jeder Einzelreise ein besonderes Lichtengramm entstehen muß und daher auch für jede Rückkehr auf Grund eines solchen Lichtengramms eine aktuelle Hinreise notwendig ist. Die Aufnahme eines solchen Lichtengramms während des Transports ist durch Einsperren des Tieres in einer Schachtel und durch Beschreiben eines Umweges mit Leichtigkeit zu verhindern; ebenso wird der dem obigen Experimente Santschis entgegengehaltene Einwand bei entsprechender Versuchsanordnung und durch die besonderen Umstände der beobachteten Rückkehr natürlich für die meisten Fälle gegenstandslos.

Wenn nun also — bei strengster Berücksichtigung dieser einfachen Kautelen — der Transportversuch vom Neste weg positiv ausfällt, so ist er m. E. für das Vorhandensein differenzierter Orts- bzw. Richtungsengramme beweisend.

Unter meinen eigenen Versuchen dieser Serie fiel nun allerdings die überwiegende Mehrzahl durchaus negativ aus, d. h. die betreffenden Ameisen waren gänzlich außerstande, von dem gewählten Punkte x aus eine direkte Rückkehr nach dem Neste zu bewerkstelligen, sondern irrten ohne erkennbare Tendenz nach N erst lange in konzentrischen Kurven in der Nähe des Punktes x, sodann in exzentrischen Kurven in der weiteren Umgegend herum. Dieses Resultat war aber von vornherein zu erwarten, wenn man sich die verschiedenen Umstände vergegenwärtigt, von denen der positive Erfolg des Versuches abhängt, nämlich:

1. ob das Versuchstier früher überhaupt jemals in der betreffenden Gegend gewesen ist;

2. wie oft und unter welchen besonderen Umständen (langer oder kurzer Aufenthalt usw.); von diesen Umständen wird es in erster Linie abhängen, ob das Tier daselbst differenzierte Ortsengramme (bzw. eine Sukzession solcher von N bis zu diesem Punkte) aufgenommen hat oder nicht; — und

3. die seither verstrichene Zeit (Vividitätsgrad der Engramme).

Wie man sieht: Ebenso viele Unbekannten, so daß man bei dem Experiment in den meisten Fällen auf einen glücklichen Zufall spekuliert. Um so wertvoller und beweisender sind aber dann die wenigen positiven Fälle, zu deren Schilderung und näherer Analyse wir nunmehr übergehen wollen.

Nr. 36. 1. *F. rufa* i. sp. (Fig. 29, S. 167.)

Am 12. Mai 1913 setzte ich ungefähr 1000 Arbeiter mit 18 befruchteten Weibchen bei N am Rande des östlichen Rasens aus; die Tiere richteten sich an Ort und Stelle häuslich ein, da ich ihnen dort ein Stück morsches Holz halb in die Erde vergraben hatte. Am Abend des gleichen Tages leerte ich bei SP (= »Sackplatz«) zwei große Säcke voll *Rufa* (schätzungsweise 20000 mit großen Mengen Brut) aus, die der gleichen Kolonie wie die ersten entstammten. Schon nach $1^1/_2$ Stunden waren diese Ameisen allgemein nach dem Neste mit den Königinnen orientiert, und es begann ein großartiger Umzug (= Tp) von SP nach dem 4.5 m entfernten N, der drei Tage währte. Das alte Nestmaterial bei SP wurde teilweise zum Bau des neuen Nestes verwendet, doch blieb ein großer Haufen an Ort und Stelle liegen. Das Nest N umgab ich zum Schutze gegen die Vögel mit einem viereckigen Pavillon aus Drahtgeflecht (ca. 1 m Seite und 70 cm Höhe).

Am 13. Mai schwärmten die Rufa schon in Scharen über den ganzen südwestlichen Teil des Gartens aus. Am 15. Mai be-

gannen sie jedoch umzuziehen, und zwar verlief die Durchgangsstrecke (Tp_1) in südwestlicher Richtung zunächst quer über den Kiesweg W, dann durch die südwestliche Wiese, kreuzte nochmals einen Kiesweg W_1 und gelangte endlich durch ein Johannisbeerfeld (zirka 12 m) zur Südwestecke des Gartens, wo sie ins Nachbargut eintrat.

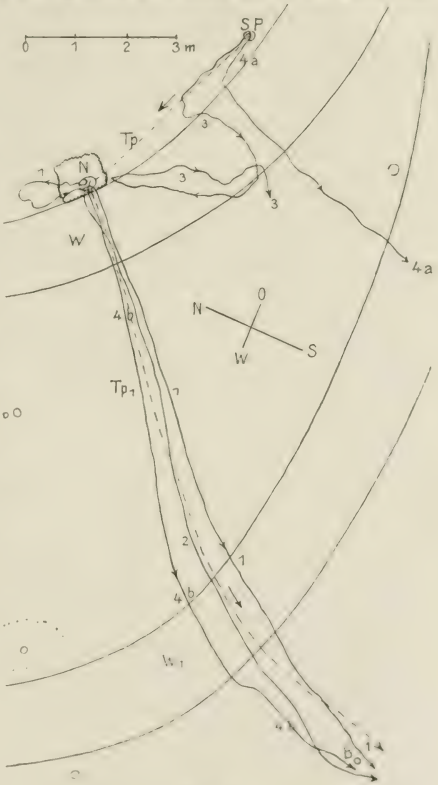


Fig. 29.

Am 22. Mai war das alte Nest N schon vollständig verlassen; die Ameisen besuchten jedoch von dem 32 m entfernten neuen Neste aus noch in spärlicher Zahl Blattläuse auf dem Birnbäumchen B (im Johannisbeerfeld); weiter gingen sie aber nie mehr in den Garten hinein; — jedenfalls konnte ich seit dem 25. Mai keine einzige *Rufa* mehr auf dem Kieswege W_1 oder gar auf der südwestlichen Wiese in der Nähe des alten Nestes entdecken.

Nun machte ich folfolgende Versuche:

1. Juni, 6^h 30′ p. m. Im Sonnenschein, warm.

a) Ich nehme eine nach B wandernde Ameise und setze sie auf das verlassene Nest N (Nr. 1).

Resultat: Sie dreht sich einige Male im Kreis herum, beschreibt eine Schleife nach Nordwesten, kehrt wieder nach N zurück und biegt dann plötzlich rechtwinklig auf den Kiesweg W ab; sie überschreitet denselben, sowie die südwestliche Wiese und den

Weg W_2, ohne im geringsten zu zögern, genau in der Richtung der ehemaligen Durchgangsstrecke Tp_1 und gelangt so in kürzester Zeit wieder zu dem Birnbäumchen B zurück. (Beide Kieswege hatte ich vorher gründlich mit dem Rechen bearbeitet.)

b) Gleiches Experiment: Diese Ameise Nr. 2, ein sehr großes Exemplar, dreht sich auf dem alten Nest nur einige Male im Kreis herum und geht dann sofort in der Richtung Tp_1 ab; sie überschreitet den Weg W, die S-W-Wiese und den Weg W_1 in raschem Lauf und ist nach 7 Minuten wieder bei B.

c) Eine dritte Ameise wird auf SP gesetzt, wo noch immer Reste des ehemaligen Nestmaterials liegen (Nr. 3). Sie beschreibt einige enge konzentrische Kurven und geht in der Richtung nach N ab, genau entsprechend der Durchgangsstrecke Tp, auf welcher sich der erste Umzug von SP nach N vollzogen hatte. Nach $1^1/_2$ m biegt sie auf den Kiesweg ab, überquert denselben rechtwinklig, erreicht die Wiese, tritt aber stark links anhaltend wieder aus ihr aus und geht abermals schräg in der Richtung nach N über den Weg zurück. Kurz vor Erreichung des Drahtpavillons kehrt sie jedoch abermals um und betritt wieder die südwestliche Wiese, wo ich sie leider aus den Augen verliere.

d) Transport auf SP (No. 4a). Die Ameise geht sofort etwa 1 m weit in der Richtung N, biegt auf den Weg ab und überquert diesen und die Wiese in südlicher Richtung. Ich fange sie auf dem Wege W_1 ab und versetze sie nach N (4b). Sie geht sofort in der Richtung des (zweiten) Umzuges Tp_1 ab und erreicht B auf dem direktesten Wege.

e) Drei weitere Ameisen, die ich nach N brachte und vier, die nach SP versetzt wurden, orientierten sich nicht, sondern beschrieben endlose exzentrische Kurven. Ich versetzte ferner zur Kontrolle auch verschiedene Ameisen (von ihrem Wege nach B oder von B) auf heterogenes Terrain an einen andern, weit entfernten Ort des Gartens: Kein einziges dieser Tiere führte eine virtuelle Orientierung aus, vielmehr gab es bei allen nur endlose exzentrische Kurven.

Resumé und Analyse.

Von sechs Rufa, die auf das seit zehn Tagen verlassene Nest N gesetzt wurden, hatten sich drei prompt und direkt auf die ehemalige Durchgangsstrecke Tp_1 orientiert und waren so in kürzester Zeit wieder zu dem mehr als 12 m entfernten Bäumchen B zu-

rückgelangt. Da indessen die Richtung der ehemaligen Durchgangsstrecke Tp_1 mit derjenigen von B nach dem neuen Neste ziemlich genau übereinstimmt, so könnte man einwenden, es habe sich in diesen Fällen um eine virtuelle Lichtorientierung gehandelt. Allein diese Annahme ist aus zahlreichen Gründen außerordentlich unwahrscheinlich. *Erstens* verlief die Strecke NB über ein von dem Boden bei B vollständig verschiedenes Terrain; trotzdem durchliefen alle drei Ameisen diese 12,5 m lange heterogene Strecke (über Kiesweg, Wiese usw.), ohne unterwegs auch nur im geringsten zu zögern, in gerader Linie, während andere (Versuch c) gleichfalls nach N oder (zur Kontrolle) auf andere Stellen des Gartens versetzte Tiere niemals in virtueller Orientierung abgingen. Zudem haben frühere Versuche ja gezeigt, daß eine Versetzung auf heterogenes Terrain selbst bei den tiefstehenden *Myrmica* und *Lasius* eine vollständige Desorientierung zur Folge hat! *Zweitens* wurde diese Richtung von der ersten Ameise (a) gar nicht primär, sondern erst nachträglich eingeschlagen, während eine echte virtuelle Orientierung umgekehrt gerade im Anfang der Reise eintritt, um dann — selbst bei großer Ähnlichkeit des Bodens — später doch wieder aufgegeben zu werden, und *drittens* hatten sich die auf SP versetzten Ameisen (c und d) gleich anfangs überhaupt nicht in der Richtung der Durchgangsstrecke Tp_1 orientiert, sondern in der Richtung von Tp, welche dem ersten Umzug (von SP nach N) entsprach. Diese (allerdings nicht andauernde, sondern nur anfängliche) Reorientierung von SP nach N ist nun ganz besonders interessant, indem sie zeigt, daß Ameisen unter Umständen auch ältere Engrammschichten, die für das aktuelle Dasein keinerlei Bedeutung mehr haben und die sogar überhaupt nur während einer ganz kurzen Episode ihres früheren Lebens einmal aktuell gewesen sind, noch nach Wochen ekphorieren und die Homophonie mit den entsprechenden Originalkomplexen wenigstens bruchstückweise wieder herstellen können. Von einem Menschen würde man etwa sagen: Er erinnerte sich dunkel, schon einmal an dem Orte SP gewesen zu sein und von ihm aus in der Richtung jenes Hügels oder dieses Waldes usw. die und die Stadt, wo er früher wohnte, erreicht zu haben — aber die Sache ist schon zu lange her, als daß er sich auf diese dunkle »Bekanntheitsempfindung«, welche der Anblick des betreffenden Hügels oder Waldes in ihm auslöste, nun in praxi unbedingt verlassen und daraufhin den weiten Weg nach N ohne Zögern zurücklegen würde. Er tritt diesen Weg zwar wohl an, gibt aber nach-

träglich diese (richtige) Orientierung wieder auf, nachdem die weiteren Komplexe, die er auf seinem Wege antraf, keinerlei Bekanntheitsempfindung (homophone Engramme) mehr in ihm auszulösen vermocht hatten.

Es wäre also ganz verfehlt, diese Resultate c und d etwa schlechtweg zu den negativen zählen zu wollen — bloß deshalb, weil die Ameisen ihre anfängliche Orientierung nach N wieder aufgaben, bevor sie das Ziel erreicht hatten, denn die Hauptsache ist für uns hier gerade das initiale Phänomen, daß der Engrammkomplex des Weges von SP nach N überhaupt ekphoriert und die sukzessive Reversion der homophonen Einzelengramme tatsächlich angetreten wurde[1]). Sehr bezeichnend für den Ablaufsmechanismus bei der Ekphorie solcher sukzessiv erzeugter Engrammkomplexe ist es auch, daß der Ort SP bei diesen Ameisen nicht etwa direkt die diagonale Richtung nach dem neuen Neste N_1 oder die der Durchgangsstrecke Tp_1 auslöste, sondern zunächst nur die Richtung nach N, so daß die Ameisen, um den Heimweg nach N_1 zu finden, zunächst gezwungen waren, nach N zu gehen — genau dem Gesetze folgend, welches Semon in seinem unübertroffenen Werke entwickelt und begründet hat (Gesetz der sukzessiven Ekphorie).

Wir kommen somit zu dem Schlusse, daß es sich in den beschriebenen positiven Fällen tatsächlich um eine Reorientierung auf Grund der Ekphorie von sukzessiv assoziierten Einzelengrammen oder, m. a. W., um echtes Ortsgedächtnis gehandelt hat, indem die Lokalität des alten Nestes N bzw. des Platzes SP zunächst das homophone Engramm N bzw. SP ekphorierte und nun im Anschluß daran die sukzessive Ekphorie (und homophone Vergleichung) der weiteren Engramme eintrat, durch welche die Richtung der Durchgangsstrecken Tp_1 bzw. Tp seinerzeit bestimmt wurde.

2. *F. sanguinea.* (Fig. 30, 1, S. 171.) 21. Mai, 5^h 15′ p. m. Nach einer dreitägigen Regenperiode. Im Sonnenschein; Ostwind; ziemlich kühl.

[1]) Man darf eben bei der Beurteilung solcher initialer Reaktionen nicht vergessen, daß es alle möglichen Grade der »Bekanntheitsempfindung« (mnemischen Homophonie) gibt — eine ganze Skala von jener unmittelbaren Gewißheit des »Kennens« (wie wir z. B. unsern Vater oder Bruder kennen), die überhaupt nicht mehr als mnemische Leistung empfunden wird, bis hinab zu den letzten dunkeln Anklängen an »schon einmal Erlebtes«, wo wir uns vergeblich abmühen, die verlorene Kontinuität (die zeitliche Lokalisation dieses Engramms) wieder herzustellen.

Transport einer Sanguinea von N nach x. Die Ameise dreht sich einige Male im Kreise herum, läuft etwa 1 m ostwärts auf den Platz hinaus, beschreibt eine lange Schleife und geht dann in der Richtung der Zweignester N_1, N_2. Bei x_1 wechselt sie jedoch plötzlich die Richtung und orientiert sich nach dem Hauptnest N.

Sie muß somit bei x_1 irgend etwas wahrgenommen haben, was sie reorientierte, und dieses Etwas kann in Anbetracht der Einförmigkeit des Sandbodens, über den sie wanderte, wohl nur ein mehr oder minder scharf im Raume lokalisierter Gesichts-

Fig. 30.

eindruck gewesen sein, auf welchen das Tier die Richtung nach N_1, N_2 bzw. nach N bezog.

3. *F. sanguinea.* (Fig. 30, 2.) 7. Juni, 10^h a. m. Im Sonnenschein, nach einer zweitägigen Regenperiode.

Dem Ostrande des Platzes entlang bis x hatte (vor dem Regen) eine lebhaft begangene Durchgangsstrecke (Tp_1) bestanden, die zurzeit noch nicht wiederhergestellt ist.

a) Ich fange eine große Sanguinea beim Nest und versetze sie nach x, 6 m südöstlich vom Nest: Sie sucht eine Zeitlang an Ort und Stelle herum, steigt dann auf den Sandplatz hinunter und eilt plötzlich in raschem Laufe dem Ostrande entlang nach N zurück.

b) Bei z fange ich sie wieder ab und versetze sie nach x zurück: Diesmal läuft sie sofort mit starker Schlangenlinie auf den

Platz hinaus und biegt dann in scharfer Kurve in der Richtung nach N ab.

c) Kontrollversuch: Bei z_1 nochmals abgefangen und nach x_1 versetzt (2c) schlägt die Ameise sofort die entgegengesetzte Richtung ein (bis y), nähert sich dem Westrande des Platzes, tritt ins Johannesbeerfeld ein und beschreibt dort längere Zeit eine ganz enge Turnersche Kurve.

Dieser anfänglich gerade Lauf von x_1 bis y ist im höchsten Grade auffallend, da er einer allenfalls zu erwartenden virtuellen Orientierung gerade entgegengesetzt ist. Trotzdem kann man sich, angesichts dieses prompten geraden Anfangslaufes, des Gedankens nicht erwehren, daß es sich dabei doch um eine Art virtueller Orientierung gehandelt hat. Aber welcher Art? Man drehe einmal die vorstehende Skizze um! Dann drängt sich die Vermutung geradezu auf, daß die Ameise die in einiger Entfernung vor ihr liegende Westküste des Sandplatzes mit dem Ostrande verwechselt hat: Unter dieser Voraussetzung würde sich dann nicht allein erklären, weshalb die Orientierung von x_1 bis y derjenigen von x nach z gerade entgegengesetzt war, sondern auch weshalb die Ameise nach Erreichung des Westrandes die Einfassung sofort erkletterte und sich nun darauf kaprizierte dicht bei derselben die längste Zeit eine echte Turnersche (konzentrische) Kurve zu beschreiben: Sie glaubte sich offenbar in der Nähe von N und bemühte sich vergeblich das Nest zu finden. M. a. W.: Es wäre also in diesem Falle zu einer visuell-topographischen virtuellen Orientierung gekommen, welche durch die täuschende Ähnlichkeit der allgemeinen visuellen und topographischen Verhältnisse des Westrandes mit denjenigen des Ostrandes hervorgerufen wäre. — Das ist aber selbstverständlich nur eine Hypothese, für die wir den exakten Beweis schuldig bleiben müssen.

4. *F. sanguinea* (Fig. 30, 3, S. 171). 17. August p. m. Im Sonnenschein.

Die Zweignester N_1 und N_2 sind seit einigen Wochen eingegangen und somit auch der früher so rege Durchgangsverkehr von N nach dem Nordwestrande des Platzes. Im übrigen sorgte eine mehrwöchentliche Regenperiode dafür, daß die *Sanguinea* diese Gegend auch auf ihren Einzelstreifzügen kaum mehr besuchten, da sie an den wenigen Tagen, wo sich die Sonne wenigstens stundenweise blicken ließ, ihre Forschungen natürlich

auf die nächste Umgebung von N beschränkten. Jedenfalls hatte ich seither niemals eine Ameise in der betreffenden Gegend bemerkt.

a) Ich bringe eine kleinere *Sanguinea* von N nach x. Sie beschreibt endlose Turnersche Kurven, und ich finde sie nach zwei Stunden immer noch in der Nähe von x.

b) Eine zweite, von N nach x transportierte *Sanguinea* reorientiert sich endlich nach einer halben Stunde allmählich nach N zurück (exzentrische Kurven).

c) *α*) Ich versetze eine große *Sanguinea* nach x (Gegend des ehemaligen N_2). Sie läuft einige Male auf dem Einfaßstein hin und her, macht eine kurze Schleife in den Sand hinein, kehrt zum Stein zurück und verfolgt nun, plötzlich entschlossen, das Nordwestbord, entsprechend der alten Durchgangsstrecke nach N. Kurz vor Erreichung von N kehrt sie aber plötzlich um, geht im gemütlichsten Tempo zum NW-Bord zurück und untersucht dort einen Stein nach dem andern aufs genaueste — ganz als ob sie den Eingang zu den ehemaligen Zweignestern N_1 und N_2 suchen würde. Bei y verläßt sie sodann die NW-Küste, geht über den Sand südwärts, beschreibt noch eine »Forschungsfläche« ins Johannisbeerfeld hinein und tritt erst jetzt bei x_1 definitiv den Rückmarsch nach N an, wobei sie die Nordwestecke des Platzes keck abschneidet.

β) Bei z fange ich die Ameise und versetze sie nach x_1 zurück. Sie geht (punktierte Linie) nach einer kurzen Schleife geradewegs zum Nordwestbord, schwankt dort einen Augenblick nach links und verfolgt dann die ehemalige Durchgangsstrecke wie oben nach N.

γ) Ich fange sie abermals bei z_1 und versetze sie nach x_2, mitten auf den südöstlichen Teil des Platzes. Sie dreht sich einmal im Kreise herum und geht dann merkwürdigerweise geradeaus nach N! (3 *γ*).

δ) Bei z_2 wieder abgefangen und auf einen 20 m von N entfernten Punkt der östlichen Wiese verbracht, zeigt sich die Ameise diesmal komplett desorientiert: Sie beschreibt endlose exzentrische Kurven, und ich verliere sie schließlich aus den Augen. —

Dieses Experiment beweist wiederum, daß *F. sanguinea* imstande ist, eine früher häufig besuchte Gegend selbst nach 3 bis 4 Wochen wieder zu erkennen, und sich von

da auf Grund einer wohlgeordneten Engrammsukzession direkt zum Neste zurückzufinden.

Die plötzliche Umkehr kurz vor Erreichen des Nestes (in *a*) ist wohl kaum als eine in letzter Stunde eintretende Orientierungsstörung zu deuten: — das langsame Tempo dieser zweiten Phase, die bedächtigen Detailuntersuchungen, denen sich das Tier dabei hingab, die einfache Kurvierung dieser zweiten Reise (keine exzentrischen Kurven!), der lange Abstecher zum Westbord — und endlich ganz besonders die prompte zweite Rückkehr von diesem aus bis z_1. — Alle diese Momente machen eine solche Deutung doch außerordentlich unwahrscheinlich und sprechen dafür, daß wir es hier tatsächlich um eine durch den künstlichen Transport provozierte spontane Einzelreise zu tun haben; etwa so, wie wenn dem Tiere während der ersten Rückkehr plötzlich das Engramm der alten Zweignester aufgetaucht wäre (vielleicht ekphoriert durch die Wiederkehr der alten Gesichtseindrücke, welche diese früher so häufig gemachte Reise stets begleitet und gelenkt hatten) und es nun hätte nachsehen wollen, was eigentlich aus diesen Nestern geworden sei.

Sehr merkwürdig ist ferner die gegen alle Erwartung erfolgte prompte Reorientierung von x_2 aus; hier bleibt m. E. nur die Annahme übrig, daß sich die Ameise nach irgendeinem visuell wahrgenommenen großen Gegenstand orientiert hat, auf den es die Lage des Nestes assoziativ bezog — also wieder nach dem Modus der Leuchtturmorientierung.

Zusammenfassung der Resultate der IX. Versuchsreihe.

Die wesentlichsten Ergebnisse der vorstehenden Transportexperimente können wir kurz mit folgenden Sätzen charakterisieren:

1. Bei psychisch tiefstehenden Ameisen (*Myrmica, Lasius*) kommt das Phänomen der virtuellen Orientierung nach Piéron-Cornetzschem Transport auf Einzelwanderung wenigstens initial fast immer zustande, wenn die allgemeine Topik der neuen Umgebung der früheren ähnlich ist. Nicht selten — aber durchaus nicht regelmäßig — tritt dann auch das Piéronsche Podometerphänomen auf, indem die Länge der in virtueller Orientierung zurückgelegten Strecke grob schätzungsweise ungefähr der Entfernung des Punktes, von dem aus der Transport stattfand, vom Neste entspricht. In der Regel ist sie aber eher kürzer (in unseren Fällen sogar erheblich kürzer) als

diese Entfernung. Vermutlich hängt dieses vorzeitige Aufgeben der virtuellen Orientierung damit zusammen, daß die Ameisen (nach Abwicklung des größten Teiles des durch den Ermüdungssinn gelieferten kinaesthetisch globalen Engrammenkomplexes) die erwarteten Kennzeichen der Nestnähe vermissen, indem die gewohnten (engraphisch fixierten) topochemischen und visuellen Reizkomplexe der Nestumgebung (Geruchsnetz usw.) nicht in ihren Sinnesfeldern aufzutauchen beginnen.

2. Dagegen versagt das Phänomen der virtuellen (optischen) Orientierung auch bei niederen Ameisen meist von vornherein, wenn der Transport auf ungleichartiges Terrain stattfand und zwar selbst dann, wenn die allgemeine Topik in ihrer Gesamtheit der früheren zwar ähnlich, jedoch in bezug auf die Sukzession der topographischen Einzelkomplexe umgekehrt angeordnet ist, so daß diese Reihenfolge mit der durch die Reversion des globalen Lichtengrammes bedingten Reiserichtung im Widerspruch steht. Daraus folgt unmittelbar, daß diese Ameisen solche allgemeinen topographischen Komplexe auf ihren Einzelreisen (auch in der Sukzession) engraphieren.

3. Bei den höheren Arten *(Formica)* kommt es dagegen auch nach Transport auf gleichartiges Terrain verhältnismäßig selten (wohl nur bei gleichzeitigem Mangel an differenzierten visuellen Komplexen und niemals auf längere Strecken) zu einer ausgesprochenen virtuellen Orientierung. Ja, es dürfte bei diesen Ameisen sogar vorkommen, daß eine Umkehrung der (ähnlichen) visuellen und topographischen Komplexe geradezu eine paradoxe (der erwarteten virtuellen Lichtorientierung direkt entgegengesetzte) — visuell- und topographisch-virtuelle Orientierung auslöst.

4. Die Tatsache, daß die höheren *Formica*-Arten *(F. rufa, sanguinea)* in manchen Fällen imstande sind, auch nach Transport vom Neste weg (in eine seit Wochen und Monaten nicht mehr besuchte Gegend) sich rasch und sicher auf dem kürzesten Wege nach dem Neste zu reorientieren, beweist das Vorhandensein eines auf differenzierten Einzelengrammen (visueller [und topochemischer?] Natur) beruhenden **echten Ortsgedächtnisses.**

X. Versuchsreihe: Exakter Nachweis der Sonnenorientierung durch den „Zeit- oder Fixierversuch".

Nr. 37. 1. *L. niger*. Nest am Ostrande des Sandplatzes (Fig. 31).

10. August 1913, 3 h p. m. Nach zweitägigem Gewitterregen. Kurze Sonnenblicke.

Eine *Lasius* geht während eines kurzen Sonnenblickes von N 7 cm nach links und biegt dann rechtwinklig auf den Sandplatz um; sie marschiert fast geradlinig, genau der Sonne entgegen. Wie sie bei x ankommt, verbirgt sich die Sonne hinter einer Wolkenwand; — das Tier macht Miene umzukehren: In diesem Augenblick stülpe ich ein zylindrisches Blechgefäß (5 cm Durchmesser) über die Ameise und lasse sie darin gefangen. Es ist genau 3 Uhr nachmittags.

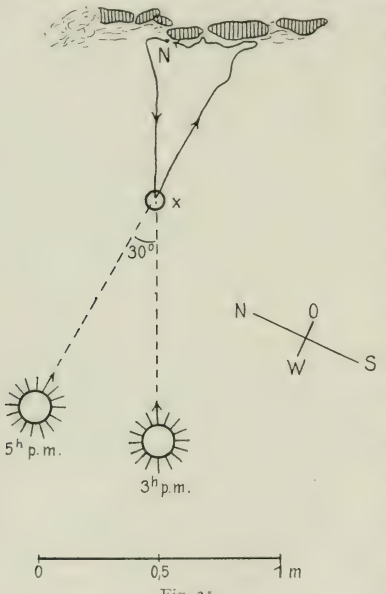


Fig. 31.

In den nächsten zwei Stunden regnet es fast ununterbrochen; erst kurz vor 5 Uhr bricht die Sonne wieder durchs Gewölk.

Punkt 5 Uhr nehme ich den Blechzylinder weg. Die *Lasius* sitzt im Zentrum des kleinen, durch denselben im Sande markierten Kreises, Kopf nach Westen. Sie dreht sich langsam um, stellt sich so, daß ihr Kopf genau von der Sonne abgewendet ist, und marschiert in dieser Richtung langsam und fast geradlinig nach dem Ostrande des Platzes zurück, wo sie mit einem seitlichen Fehler nach rechts von zirka 30 cm ankommt. Sie geht noch 7 cm dem Einfaßstein entlang nach rechts — also genau so weit, als sie zu Beginn der Hinreise nach links gegangen war —, kehrt dann plötzlich um und korrigiert den ganzen seit-

lichen Fehler nach links, bis N. (Zwischen den beiden Steinen macht sie allerdings Miene einzuschwenken, sucht also offenbar den Nesteingang einen Stein zu früh.)

Der Winkel zwischen der Hauptrichtung der Hinreise und der Rückreise beträgt 30° nach rechts, also genau so viele Bogengrade, als die Sonne während der zwei Stunden, wo die Ameise gefangen saß, am Himmel nach links gewandert ist[1]).

2. *L. niger* (Fig. 32). 13. August. Bedeckt, mit (anfänglich) durchbrechender Sonne.

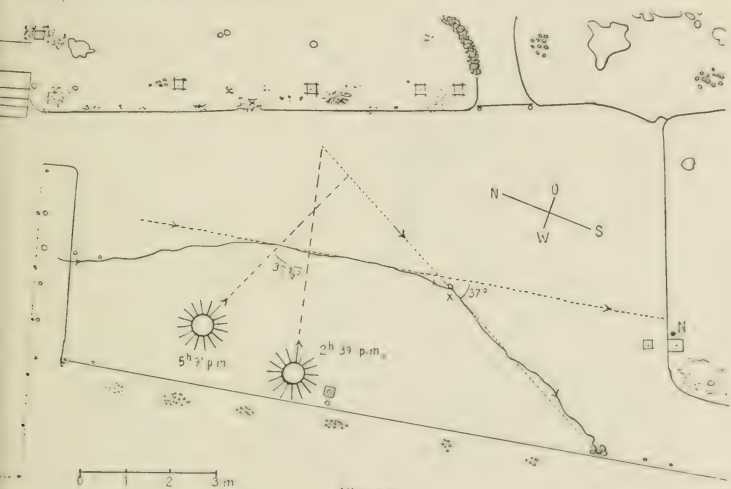


Fig. 32.

2h 15′ p. m. (Sonnenschein). Eine *Lasius* geht vom Nordwestrand aus in raschem Laufe über den Sandplatz süd-südostwärts, also derart, daß sie die Sonne ungefähr 90° zur Rechten hat. Sie beschreibt einen ganz flach nach Westen konkaven Bogen, dessen Mittelstück allerdings fast gerade und senkrecht zur Lotrichtung der Lichtstrahlen steht. Kurz vor x lenkt sie wieder in diese Hauptrichtung ein, die, wenn man sie geradeaus verlängert, den Talus der Wiese ungefähr 40 cm rechts von einem Lasiusneste trifft.

[1]) Ich bemerke hier nochmals ausdrücklich, daß die hier genannten Zahlen auf genauester Aufnahme, Ausmessung und Aufzeichnung der betreffenden Wegkurven beruhen.

Um 2^h 39′ p. m. schließe ich das Tier bei x für $2\frac{1}{2}$ Stunden ein.
Um 5^h 9′ p. m. befreit:

Die Lasius beschreibt einen ganz kleinen Bogen und orientiert sich wieder so, daß ihre Marschrichtung zur Richtung der Sonnenstrahlen genau senkrecht verläuft; diese Orientierung behält sie $4\frac{1}{2}$ m lang mit großer Konstanz bei, bis sie sich der Westküste des Sandplatzes bis auf 40 cm genähert hat. Dann schwenkt sie plötzlich senkrecht gegen den Einfaßstein

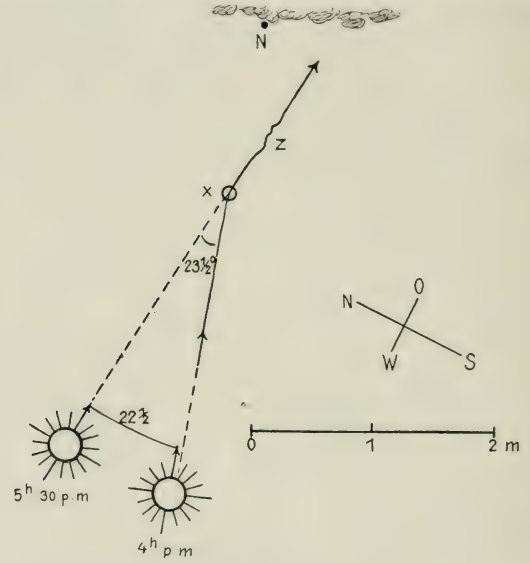


Fig. 33.

ab, erreicht diesen, stutzt und beschreibt hierauf während einer Viertelstunde Turnersche Kurven.

Der Winkel zwischen der primären Orientierung (Hauptrichtung des Mittelstücks) und der sekundären Orientierung beträgt 37^0 nach rechts, der Sonnenwinkel während $2\frac{1}{2}$ Stunden $37\frac{1}{2}^0$.

3. *L. niger* (Fig. 33).

16. August 4^h p. m. Im Sonnenschein.

Eine *Lasius*, die während 1,2 m ziemlich geradlinig in der Richtung N marschiert, wird um 4 Uhr bei x für $1\frac{1}{2}$ Stunden fixiert.

Frei um 5^h 30′. Die Ameise setzt ihre Heimreise über den inzwischen gefegten Sandboden in einer von der primären Orientierung um $23\frac{1}{2}^0$ nach rechts abweichenden Richtung fort. Bei z trifft sie eine Gefährtin, schlängelt hierauf eine Strecke weit ziemlich stark, setzt dann aber die Reise in der bisherigen Hauptrichtung fort.

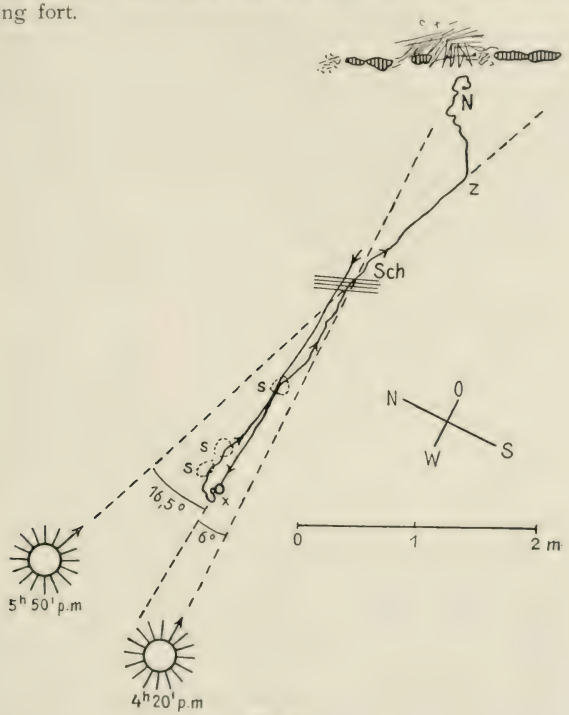


Fig. 34.

Die Differenz zwischen dem Sonnenwinkel nach 1½ Stunden und dem Winkel der sekundären Richtungsablenkung nach rechts beträgt somit in diesem Falle einen Bogengrad.

4. *L. niger* (Fig. 34).

16. August. Sonnenschein, später Schatten bis Sch.

Eine von N kommende Ameise geht in einer von der Sonne ungefähr 6° westwärts links abweichenden Richtung nach Westen.

Sie wird um 4^h 20′ bei x für 1½ Stunden eingeschlossen. Inzwischen haben sich lange Schatten über den Platz gelegt, die Sonne dringt nur an wenigen Stellen (bei S) durch.

Um 5^h 50′ p. m. frei. Die Lasius zögert zunächst sichtlich wohin sie sich wenden solle. Sie beschreibt erst einen Bogen, orientiert sich aber sofort, sowie sie bei S einen von der Sonne beschienenen Fleck erreicht und zeigt auch weiterhin jedesmal deutliche Tendenz sich in einer den Sonnenstrahlen entgegengesetzten Richtung zu bewegen. Aber erst wie sie bei Sch dauernd in den Sonnenschein kommt, setzt sie ihren Weg geradlinig und genau im Einfallslot der Sonnenstrahlen fort; bei z plötzliche Korrektur nach links, kurze Turnersche Kurve.

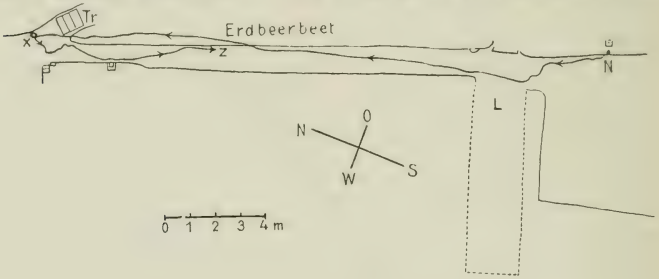


Fig. 35.

Der Winkel zwischen primärer und sekundärer Orientierung beträgt in diesem Falle 16,5° nach rechts, d. h. also 6° weniger als der Sonnenwinkel in $1^1/_2$ Stunden. Diese verhältnismäßig bedeutende Differenz dürfte hier darauf beruhen, daß die Ameise bei ihrer primären Orientierung nicht genau der Sonne entgegengegangen war, sondern in einer um 6° nach links abweichenden Richtung, eine Differenz, die doch nicht groß genug war, um ein noch nach $1^1/_2$ Stunden ekphorierbares Engramm zu hinterlassen — um so weniger, als die Ameise bei ihrer Rückreise von x aus die genaue Stellung der Sonne nur in Intervallen wahrnehmen konnte.

Sehen wir nun zu, wie der Fixierversuch bei höheren, mit relativ gutem Gesichtssinn ausgestatteten Arten ausfällt.

5. *F. sanguinea* (Fig. 35).

14. September. Im Sonnenschein, gewitterschwül.

Eine große *Sanguinea* verläßt das Nest N kurz vor 4 Uhr in nordwestlicher Richtung, kreuzt den Durchpaß bei der Laube L und wendet sich dann NNW auf den schmalen Fußweg, welcher

den Gemüsegarten begrenzt. Weiterhin ersteigt sie die 30 cm hohe Einfassung der nach Nordosten sanft ansteigenden Erdbeerpflanzung und behält auch in dieser ihre Hauptrichtung ziemlich exakt bei; am Ende des Beetes steigt sie neben der Steintreppe Tr wieder auf den Fußweg herab, wo ich sie bei x (22,7 m Luftlinie von N entfernt) fixiere. Es ist genau 4 Uhr nachmittags.

Unterdessen steigt ein Gewitter auf mit heftigen Windstößen als Vorboten.

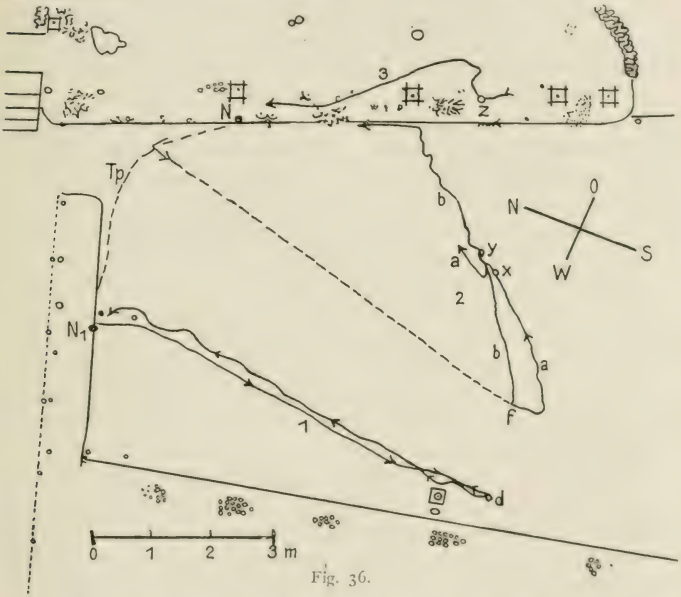


Fig. 36.

Um 5^h 45′ (nach $1^3/_4$ Stunden) befreie ich die Ameise. Sie läuft sofort 80 cm SW (45° rechts zur primären Orientierung), wendet sich dann zur Ecke der Beeteinfassung, kreuzt über den Fußweg, verbirgt sich eine Zeitlang unter Gestrüpp, strebt wieder dem Talus zu und folgt diesem eine Strecke weit, bis z, wo sie sich vor dem losbrechenden Gewitter unter einem Stein verbirgt. Nach dem Vorüberziehen des Gewitters (um 6^h 30′) finde ich das Tier leider nicht mehr, so daß ich die weitere Heimreise nicht verfolgen konnte.

6. *F. sanguinea* (Fig. 36, 1), 27. Mai 4^h p. m. Gewitterschwül, Sonnenschein.

Eine *Sanguinea* deportierte eine andere fremden Stammes von N_1 bis d. Dort sperre ich sie in eine Schachtel und desorientiere sie durch Drehungen. Nach einer Stunde (5^h p. m.) wieder bei d ausgesetzt, wandert das Tier (über den vollständig gefegten Boden) sofort nach N_1 zurück, mit ganz geringer Richtungsabweichung nach rechts und zeitweise etwas schwankend.

7. *F. sanguinea* (Fig. 36, 2, S. 181), 13. September. Nach einer Regenperiode, im Sonnenschein.

a) Zwangslauf bis f nach meiner im folgenden Kapitel näher beschriebenen Methode. Das Tier marschiert schräg gegen den Ostrand des Platzes zurück. Fixierung bei x um 1^h 30′ p. m.

Frei nach $2^3/_4$ Stunden, um 4^h 15′ p. m. Die Ameise scheint sehr krank zu sein (Luftmangel?), sie vermag sich nur mühsam auf dem Sande fortzuschleppen. Trotzdem setzt sie ihren Weg — nach Ausführung eines kleinen Bogens — genau in der früheren Richtung fort, bleibt aber nach 50 cm ermattet liegen.

b) Zwangslauf bis f wie oben, Fixierung bei y (auf dem Rückmarsch nach dem Ostrande des Platzes) um 2^h 30′ p. m.

Frei nach 2 Stunden, um 4^h 30′ p. m. Das Tier geht sofort in der früheren Richtung weiter und biegt nach Ankunft am Ostbord nach N um.

8. *F. sanguinea* (Fig. 36, 3), 10. Oktober, im Sonnenschein.

Spontane Einzelwanderung einer großen Sanguinea dem Ostrand entlang, später auf dem Beet, nach SO. Auf der Rückkehr nach N Fixierung bei z um 1^h 45′.

Frei nach einer Stunde (2^h 45′): Die Ameise geht zunächst 30 cm weit in einer von der primären Orientierung um 40° nach rechts abweichenden Richtung (also in einem fast dreimal zu großen Winkel!), macht dann einen flachen Bogen und reorientiert sich prompt nach N.

Der Fixierversuch hat somit bei F. sanguinea in allen Fällen vollständig versagt!

Zusammenfassung der Resultate der X. Versuchsreihe.

1. Es gelang mir mit Hilfe des Zeit- oder Fixierversuchs, bei niederen Ameisen (L. niger) das tatsächliche Bestehen der Sonnenorientierung (Santschi) mit fast mathematischer Exaktheit nachzuweisen.

a) Die Ameisen gingen nach der Fixierung ausnahmslos in einer von der primären Orientierung stark nach rechts abweichenden Richtung.

b) Der Winkel, den die sekundäre Orientierung mit der primären bildete, betrug genau oder annähernd so viele Bogengrade, als die Sonne während der Zeit der Fixierung am Himmel im umgekehrten Sinne zurückgelegt hatte; die Differenz schwankte zwischen 0° bis höchstens 6° (im ungünstigsten Falle!).

Daß die Ameisen den langen Zeitraum ihrer Gefangenschaft bei der Reorientierung nicht in Rechnung ziehen, dürfte kaum wundernehmen, — im Gegenteil, es wäre wunderbar, wenn sie diese logische Überlegung machen würden, deren wohl nicht einmal ein höheres Säugetier fähig ist. Unsere Fixierversuche sprechen somit auch ganz entschieden gegen die neuerdings von Santschi (vgl. Einleitung, S. 16) ausgesprochene Hypothese, daß Ameisen möglicherweise imstande seien, eine zeitliche Korrektur ihrer Lichtorientierung bei Ausgängen zu verschiedenen Tageszeiten vorzunehmen. — Auch auf »instinktivem« Wege (etwa als »instinktive Korrektur«) hätte sich eine solche Fähigkeit niemals entwickeln können — aus dem einfachen Grunde nicht, weil eine Einzelreise bei einer kleinen Ameise wohl kaum je so lange dauert und in so bedeutende Entfernung statthat, daß das Tier bei der Rückkehr infolge des abweichenden Sonnenwinkels ernstlich in Verlegenheit kommen könnte: Selbst in unsern Versuchen, wo die Zeitdauer der Reise künstlich verlängert wurde, waren die Tiere (mit alleiniger Ausnahme von No. 2, nach $2^1/_2$ Stunden) mit Leichtigkeit imstande, den bedeutenden seitlichen Fehler, mit dem sie in Nestnähe ankamen, zu korrigieren; — ein Umstand, der wiederum beweist, daß die Ameisen von der näheren Umgebung des Nestes eine Anzahl topochemischer und visueller Ortsengramme besitzen müssen. Und selbst wenn durch besondere Ungunst der Umstände alle diese und andere Hilfsmittel (Geruchsnetz usw.) einmal fehlen sollten, so würde eine einigermaßen ausgedehnte Turnersche Kurve das Tier sehr bald wieder zum Neste zurückführen.

2. Das vollständige Versagen des Fixierversuches bei höheren Ameisen (*F. sanguinea*) zeigt dagegen, daß diese Tiere sich auf ihren Einzelwanderungen im Freien überhaupt nicht oder doch nur in sehr untergeordnetem Maße nach der Stellung der Lichtquelle zu richten pflegen, sondern daß ihre Rückkehr im wesentlichen durch die Reversion der auf der Hinreise aufgenommenen visuellen und topographischen Einzelengramme bestimmt sein

dürfte — ein Resultat, das mit unsern früher auf anderm Wege gewonnenen Erfahrungen bei diesen Tieren wiederum aufs beste übereinstimmt[1]).

3. Der Fixierversuch ist somit geeignet, die Richtigkeit der Lichtkompaßtheorie von Santschi wenigstens bei niederen Ameisen in ungemein exakter Weise zu bestätigen.

XI. Versuchsreihe: Analyse des angeblichen Winkel- und Streckensinnes durch das Zwangslaufexperiment.

Versuchsanordnung:

Da bei den höheren Formicaarten *(F. rufa, sanguinea)* typische Einzelwanderungen verhältnismäßig selten und selten auf weite Strecken zu beobachten sind, kam ich auf die Idee, solche bei *F. sanguinea* künstlich zu erzwingen. Meine Erwartung, daß die Tiere auch während eines solchen Zwangslaufes (wobei sie eine beliebige Strecke weit vom Nest in beliebiger Richtung fortzulaufen gezwungen werden) gewisse visuelle und topographische Engramme aufnehmen würden und daher nach ihrer Freigabe ohne weiteres imstande sein würden, direkt zum Neste zurückzukehren, hat sich — wie die folgenden Skizzen beweisen — nicht nur über Erwarten bestätigt, sondern diese Methode erwies sich zugleich auch als ein ausgezeichnetes experimentelles Hilfsmittel zum Studium einer ganzen Reihe von Fragen, die sich auf einige bei der Orientierung auf Einzelwanderung sehr wesentliche, aber bis heute noch völlig unaufgeklärte Details beziehen.

Ich ging im allgemeinen so vor, daß ich eine Ameise vom Neste bzw. aus ihrer Richtung auf der Durchgangsstrecke mit den Fingern ablenkte (von Punkt x der Zeichnungen aus) und durch Lenken mit den Händen zwang, in der von mir gewünschten Richtung (z. T. auf vorgezeichneter Linie) auf dem Sandplatz eine längere Strecke zurückzulegen. An einem bestimmten Punkte (f) gab ich sie dann frei und beobachtete die Rückkehr. Während des Zwangslaufes machen die rabiaten Tiere gewöhnlich wiederholt energische Versuche, seitwärts auszubrechen und umzukehren, so daß man gelegentlich große Mühe hat, sie zur Absolvierung der ganzen Strecke zu zwingen; die so beschriebene Kurve ist

[1]) Dagegen tritt die Lichtorientierung auch bei diesen höheren Ameisen sofort in ihre Rechte, sobald (auf gleichförmigen Heerstraßen im Walde oder bei entsprechender künstlicher Vereinfachung) differenzierte visuelle Einzelkomplexe fehlen oder ausgeschaltet werden.

somit nichts weniger als eine gerade Linie, sondern stellt eigentlich eine unregelmäßige Sinuskurve mit allerdings sehr kleinen Amplituden dar. Die Rückkehr von f erfolgt gewöhnlich ohne jedes Zögern: Die Tiere machen einen kleinen seitlichen Bogen und stürzen dann mit weit vorgestreckten Fühlern in raschem Laufe voran; — hin und wieder kommt es vor, daß eine Ameise kurz nach Antritt des Rückweges längere Zeit rastet, um sich zu putzen.

Ich lasse nun meine Kurven, begleitet von kurzen Kommentaren, folgen.

A. Zwangslauf bei höheren Ameisen (F. sanguinea).

a) Zwangslauf in einer Hauptrichtung.

Nr. 38. 1. (Fig. 37, 1). 14. Mai 1913. Nach Sonnenuntergang, Ostwind, ziemlich kühl.

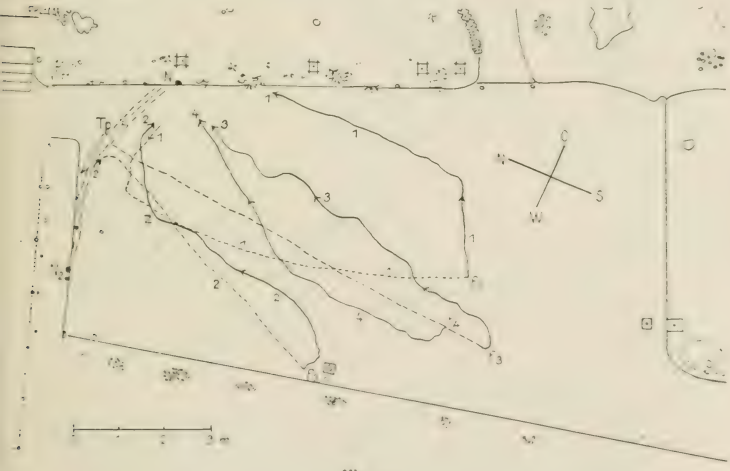


Fig. 37.

Die Ameise schließt bei der Rückkehr ein Polygon (N x f z).

2. (Fig. 37, 2). 15. Mai, 10h a. m. Im Schatten.

Bis z einfache Rückkehr nach der Cornetzschen Konstanzregel, bei z Reorientierung nach N (im Sinne der ursprünglichen Absicht des Tieres, nach N zu gehen).

3. (Fig. 37, 3). 15. Mai, 10h 30′ a. m. Im Schatten.

Einfache Cornetzsche Rückkehr.

4. (Fig. 37, 4). 15. Mai, 11h a. m. Sonnenschein.

Cornetzsche Rückkehr bis z, dann exakte Orientierung nach N.

5. (Fig. 38, 1). 15. Mai, 6h p. m. Sonne am Horizont verschleiert.

Von f_1 erst Orientierung nach N_2 (wohin die Ameise ursprünglich gehen wollte), hierauf (bei z) plötzliche Abweichung im Sinne der Durchgangsstrecke Tp; prompte Korrektur nach Ankunft am Talus.

6. (Fig. 38, 2). 15. Mai, 6h 15′ p. m. Sonne tief verschleiert.

Während des Zwangslaufes (bis f_2) ließ ich die Umgebung des Nestes und der Durchgangsstrecke Tp von einer Hilfsperson mit dunkeln Tüchern bis zur Brusthöhe maskieren

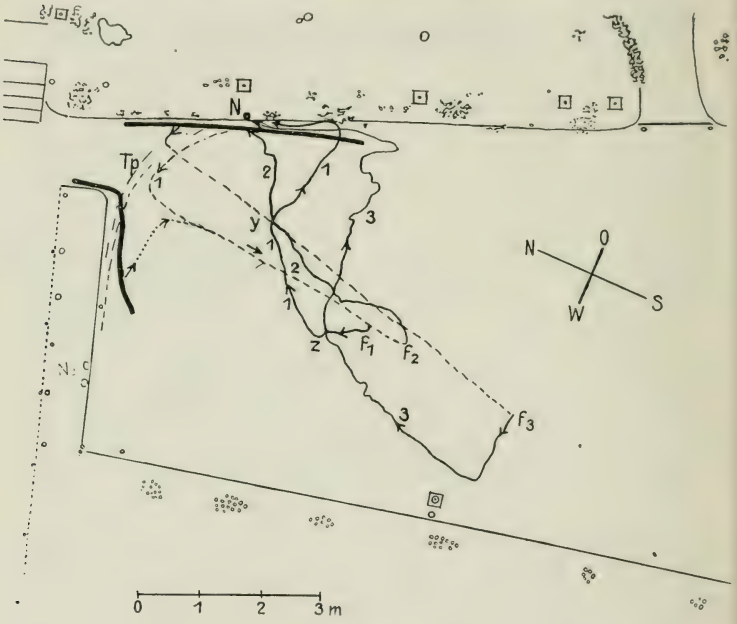


Fig. 38.

(in der Figur dicke Striche). Die Rückkehr erfolgt trotzdem wie gewöhnlich, bis y nach Cornetz, dann genau in der Richtung N. Bei der Ankunft am Tuche versucht das Tier unter dem Vorhang durchzuschlüpfen.

Dieser Versuch beweist, daß die plötzlich an irgendeinem Punkte z erfolgte exakte Reorientierung nach N nicht auf direkter Wahrnehmung des Nestes selbst, sondern auf assoziierten Gesichtsengrammen größerer weitentfernter Objekte (visuellen Hilfsengrammen) beruhen muß.

7. (Fig. 38, 3). 12. September, 2h p. m. Nach langer Regenperiode, im Sonnenschein.

Deutliche Unsicherheit bei der Rückkehr!

Bei z Reorientierung gegen den Ostrand, jedoch mit bedeutendem Richtungsfehler, längeres Schwanken nach Ankunft beim Talus (nach rechts), schließlich Korrektur nach N. —

b) Zwangslauf in zwei Hauptrichtungen.

Nr. 39. 1. (Fig. 39, 1). 15. Mai, 9h 30′ a. m. Bedeckt.

Bei der Rückkehr werden die beiden Hauptrichtungen nicht sukzessive in der umgekehrten Reihenfolge wieder aufgenommen, wie es die Cornetzsche Regel verlangt, sondern das entstandene Polygon in der Diagonale direkt geschlossen. Bei z Reorientierung auf den Ostrand (nicht genau nach N).

2. (Fig. 39, 2). 15. Mai, 11h 30′ a. m. Sonne blaß durchscheinend.

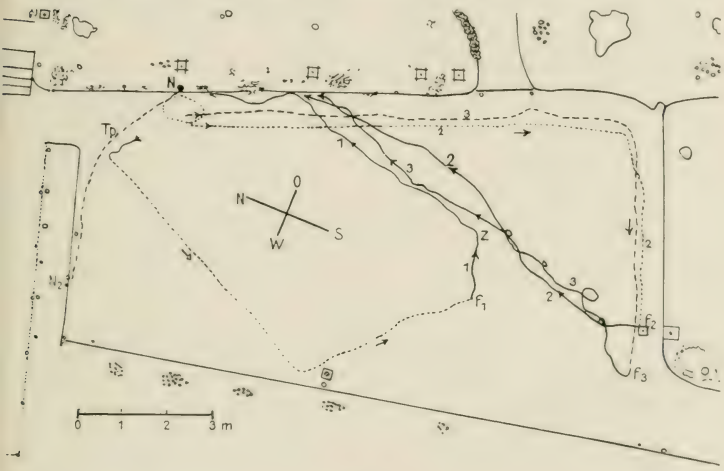


Fig. 39.

Keine Cornetzsche Rückkehr, sondern direkter Diagonallauf mit (ungenauer) Orientierung nach N.

3. (Fig. 39, 3). 15. Mai, 2h p. m. Im Sonnenschein, warm.

Diagonallauf, von drei kleinen Drehungen im Kreise unterbrochen.

4. (Fig. 40, 1, S. 188). 16. Mai, 6h p. m. Sonne tiefstehend.

Schöner Diagonallauf mit genauer Orientierung auf den Ausgangspunkt x. Bei x_1 Reorientierung auf das Nest.

5. (Fig. 40, 2, S. 188).

Zwangslauf bis f_2. Bogenförmige Rückkehr mit Schließung eines Polygons, bei z Orientierung auf N.

6. (Fig. 40, 3, S. 188).

Zwangslauf bis f_3. Rückkehr wie in 5, bei z_1 Reorientierung auf N. —

Diese prompte Rückkehr in allen Fällen bei zweiachsigem Zwangslauf verblüffte mich einigermaßen, und ich mußte mich

daher doch fragen, ob nicht vielleicht zufällig alle diese Punkte f den Ameisen im Sinne von Cornetz (vgl. S. 156) »bekannte Punkte« gewesen seien — obschon eine solche Annahme bei der

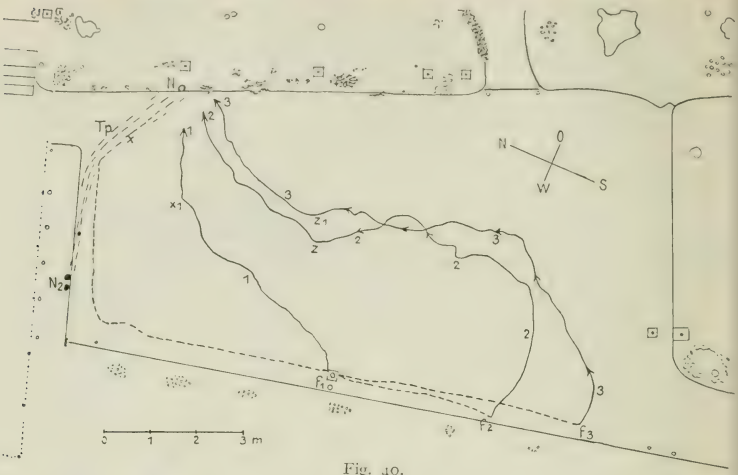


Fig. 40.

Seltenheit, mit der die *Sanguinea* das Westbord besuchten, von vornherein sehr unwahrscheinlich war. Die folgenden Versuche dürften diese Frage in negativem Sinne beantworten.

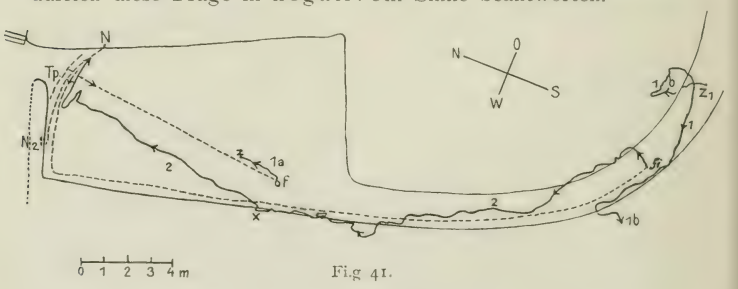


Fig. 41.

7. Zwangslauf in einer Hauptrichtung mit nachfolgendem Transport (Fig. 41, 1).

15. Mai, 2h 30′ p. m. Im Sonnenschein.

Gewöhnlicher einachsiger Zwangslauf bis f. Auf der Rückkehr, die prompt nach Cornetz angetreten wird, fange ich das Tier bei z in einer Schachtel und transportiere es nach z_1, 20,5 m Luftlinie von z, 26,5 m von N entfernt, auf einen schattigen Kiesweg.

Die Ameise überquert den Kiesweg in sehr schlechter virtueller Orientierung (in einem Winkel von 35^0 zur Richtung z f), erreicht die Wiese und beginnt eine typische exzentrische Kurve. Der Ort z_1 war ihr also jedenfalls gänzlich unbekannt. — Nach diesem Vorversuch inszenierte ich nun einen

8. Zwangslauf auf große Distanz (32 m), in zwei Hauptrichtungen und mit leicht bogenförmiger Endstrecke. (Fig. 41, 2, S. 188.)

25. Mai, 12^h m, windstill, heiß.

Trotz der bedeutenden Entfernung — die ganze Reise hatte 15 Minuten gedauert! — erfolgt die Rückkehr prompt und

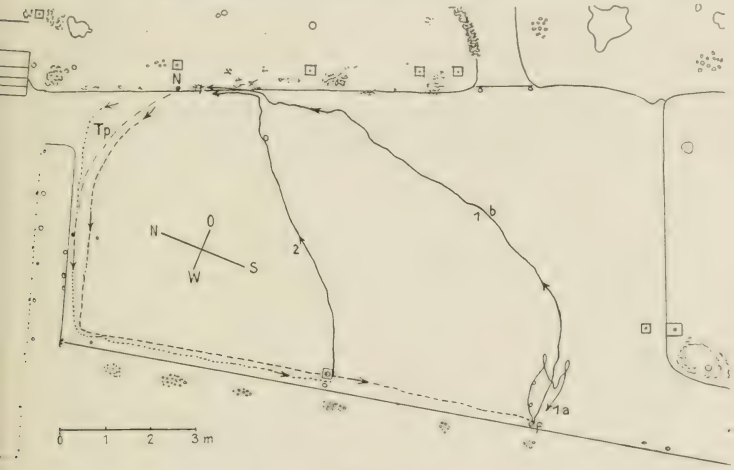


Fig. 42.

mit nur ganz unwesentlichen Schwankungen; — aber — und das ist sehr bezeichnend für die wahre Natur des in den früheren Versuchen beobachteten Diagonallaufes — diesmal wird der größte Teil des Rückmarsches parallel dem Hinmarsche zurückgelegt, und erst von x an wird der Diagonallauf angetreten! Dieser eine Umstand beweißt meines Erachtens, daß dieser Diagonallauf nicht auf einer kombinatorischen Assoziation kinetischer »Winkelengramme« beruht, sondern ganz einfach auf visueller Fernorientierung nach einem während des Zwangslaufes aufgenommenen und mit der räumlichen Lage des Nestes assoziierten Gesichtsengramm.

Interessant ist ferner das wiederholte Schwanken der Ameise nach ihrer Rückkehr auf Tp, als ob sie unschlüssig wäre, ob sie lieber nach N oder nach N_2 gehen solle.

9. (Fig. 42, 1, S. 189). 21. Mai.

a) Die auf Tp nach N gehende Ameise wird nach f versetzt (Kontrollversuch). Sie beschreibt eine exzentrische Kurve (1a).

b) Zurückversetzung auf die Durchgangsstrecke und Zwangslauf bis f in zwei Richtungen. Prompte Rückkehr in der Diagonale.

10. (Fig. 42, 2, S. 189). 13. September. Nach langer Regenzeit. Im Sonnenschein.

Die Zweignester N_1 und N_2 seit vielen Wochen verlassen. — Zwangslauf in zwei Richtungen. Prompte Rückkehr mit Schließung des Polygons.

c) Bogenförmiger, polygonaler und unregelmäßiger Zwangslauf.

Nr. 40. Um zu entscheiden, ob und in welchem Maße eine kombinierte Assoziation kinaesthetischer Längen- und Winkel-

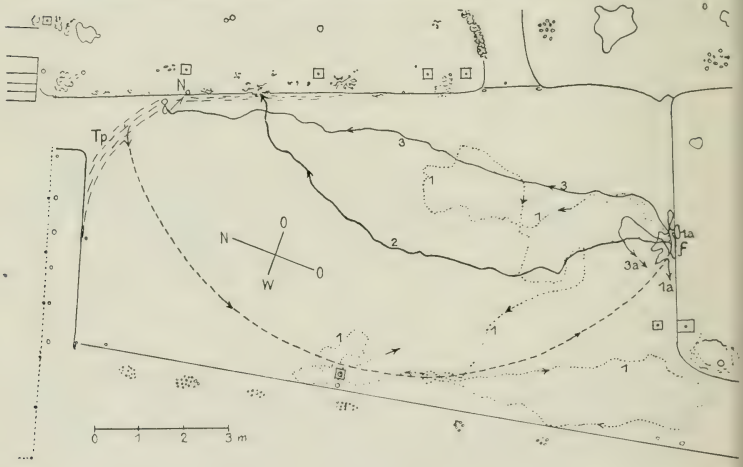


Fig. 43.

engramme [Vektor- und Skalarreize von Szymansky (104)] bei der Entstehung des Diagonallaufes mitwirken, ließ ich verschiedene Ameisen bogenförmige, vielwinklige und ganz unregelmäßig kurvierte Zwangswanderungen (auf vorgezeichnetem Strich) ausführen.

1. (Fig. 43, 1). 26. Mai, 6^h p. m. heiß, fast windstill.

a) Kontrollversuch: Transport nach f. Wirre Turnersche Kurve (Desorientierung).

b) Bogenförmiger Zwangslauf bis f. Das Tier, das sich schon beim Zwangslauf auffällig matt und stumpfsinnig dozil gezeigt hatte, läuft nur einige Meter in nördlicher Reorientierung (bis x) und beschreibt dann eine enorm ausgedehnte exzentrische Kurve (fein punktierte Linie).

Da dies beiläufig der einzige Fall von kompletter Desorientierung ist, der mir bei einer *Sanguinea* nach Zwangslauf vorkam, so muß ich annehmen, daß das betreffende Tier bei den verschiedenen Manipulationen irgendwie lädiert wurde.

2. (Fig. 43, 2, S. 190).

(Kein Kontrollversuch) Bogenzwangslauf bis f. Prompte Rückkehr in der Sekante, jedoch mit erkennbarer Tendenz zur Reversion eines sehr flachen Kreisbogens.

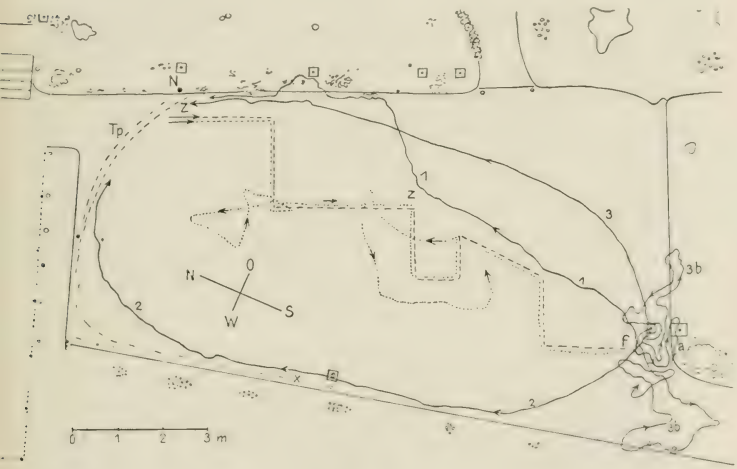


Fig. 44.

3. (Fig. 43, 3, S. 190).

a) Kontrollversuch: Transport nach f, Turnersche Kurve.

b) Bogenzwangslauf nach f. Prompte Rückkehr in der Sekante, ohne erkennbare Tendenz zur Reversion des Kreisbogens.

4. (Fig. 44, 1).

Komplizierter vielwinkliger Zwangslauf bis f. (Gestrichelte Linie.) Einfache Rückkehr, bis z parallel der Hauptachse, dann Orientierung auf den Ostrand des Platzes.

5. (Fig. 44, 2). 1. Juni, bedeckt. SW-Wind, schwül.

a) Kontrolle: Transport nach f: Exzentrische Kurve.

b) Komplizierter unregelmäßiger Zwangslauf bis f. (Punktierte Linie). Orientierung auf das Westbord des Platzes und diesem entlang Rückkehr. (Das Westbord wird bis in die Gegend von x von einigen Ameisen begangen.)

6. (Fig. 44, 3, S. 191).

a) Diesmal lasse ich umgekehrt den unregelmäßigen Zwangslauf zuerst ausführen: Prompte Rückkehr.

b) Kontrolle: Dasselbe Tier bei z abgefangen und nach f zurückversetzt: Exzentrische Kurve (komplett desorientiert).

Es waren somit sämtliche Ameisen (bis auf eine, die wahrscheinlich krank war) imstande, sich auch nach bogenförmigem, mehrwinkligem und ganz unregelmäßigem Zwangslauf in den verschiedensten Richtungen prompt und direkt nach dem Neste zu reorientieren. Daraus folgt ohne weiteres, daß der »Muskelsinn« im weitesten Sinne: die Registrierung von Streckenlängen (sogenannten »Ermüdungssinn«) und Winkelgraden (bzw. von Bogengraden) beim Zustandekommen dieser merkwürdigen direkten Reorientierung jedenfalls nur eine ganz bescheidene Rolle spielen kann. Denn es ist doch wohl kaum anzunehmen, daß eine Ameise fähig ist, aus sämtlichen Strecken und Winkeln, wie sie beispielsweise der Zwangslauf in Fig. 44 darbietet, die Summe und hernach die Resultante zu ziehen, m. a. W.: eine geometrische Aufgabe aus dem Stegreif zu lösen, die selbst ein mathematisch geschulter Mensch nur durch langwierige Berechnungen oder Konstruktionen auf dem Papiere fertig bringt.

d) Zwangslauf bei geblendeten Ameisen.

No. 41. 15. Juni 1913.

Ich firnißte einigen *Sanguinea* die Facettenaugen nach Forel (62, 67) und ließ sie dann von Tp aus einen Zwangslauf in einer und in zwei Richtungen ausführen. Als Firnis benutzte ich eine rasch trocknende Mischung aus chinesischer Tusche und Gummiarabikum; sämtliche geblendeten Ameisen reagierten absolut nicht, wenn der Finger bis auf 1 cm genähert und über ihrem Kopfe hin und her bewegt wurde.

Auf die lebhaft begangene Durchgangsstrecke zurückgesetzt liefen sie beständig auf einer kleinen Strecke hin und her, wobei sie fortwährend den Boden mit den Fühlern abtasteten (was *F. sanguinea* auf ihren Durchgangsstrecken für gewöhnlich nicht tun), dazwischen standen sie alle Augenblicke still und bemühten sich den Lack von den Augen zu entfernen. Schließlich näherten sie sich aber doch, nach dem Prinzipe: »Drei Schritt vor und zwei zurück«, dem Neste zuschends, die meisten brauchten aber zur Zu-

rücklegung der $1\frac{1}{2}$ m langen Strecke $\frac{1}{4}$ Stunde oder länger und mußten schließlich von einer Gefährtin ins Nest getragen werden.

Auf dem Zwangslaufe zeigten sich die gefirnißten Ameisen auffallend gefügig, machten selten Versuche, seitwärts auszubrechen, sprangen nie auf meine Hand, wie die sehenden Ameisen so häufig taten. Nach geradlinigem Zwangslauf unter 1 bis $1\frac{1}{2}$ m Länge kehrten sie gewöhnlich prompt um und gelangten in langsamem Zickzacklauf wieder auf die Durchgangsstrecke zurück, über 2 m dagegen kehrten sie meist nicht mehr um, sondern begannen an Ort und Stelle eine Turnersche Kurve.

Nach einem 10 m langen oder längeren Zwangslauf in zwei Richtungen zeigten sich von sechs gefirnißten Ameisen fünf von Anfang an vollständig desorientiert; nur eine marschierte von f aus zunächst 30 cm zurück, dann beschrieb sie wie die übrigen eine endlose Turnersche Kurve an Ort und Stelle.

Eine einzige von den sechs auf Winkelzwangslauf geschickten Ameisen erwies sich bei f noch einigermaßen orientiert (Fig. 45, o): Anstatt aber wie alle normalen Ameisen den Diagonallauf einzuschlagen, revertierte dieses Individuum lediglich den zweiten Schenkel der Reise (also die letzte Phase derselben), allerdings mit einer deutlichen Tendenz nach links! Am Ostrande des Platzes angekommen geht sie 30 cm nach links, kehrt um und sucht längere Zeit an den Einfaßsteinen hin und her (»Suchen nach dem Nesteingang«) und läuft endlich noch etwa 2 m nach links, worauf sie sich bei z erschöpft unter der Holzschwelle niederläßt. Den weiteren Verlauf konnte ich nicht beobachten — es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß sich das Tier schließlich zurückgefunden hat.

Diese Kurve zeigt uns somit in ziemlich reiner Weise das Maximum dessen, was eine »psychisch hochstehende« Ameise auf Fernwanderung ausschließlich auf Grund von Strecken- und Winkelengrammen leisten kann; es ist, wie man sieht, ziemlich wenig! Das einzige, was von einem »Winkelengramm« hier manifest wurde, war jene leichte Tendenz nach links am Anfang der Rückreise und nach Erreichen des Talus; — immerhin ein bescheidener Anfang jener kombinierten Assoziation zwischen den Engrammen der beiden Streckenlängen und dem dazwischen liegenden Winkelengramm, aus welcher ein Diagonallauf ähnlich dem der früheren Figuren allenfalls entstehen könnte.

B. Zwangslauf bei niederen Ameisen.

Nr. 42. 1. *Myrmica laevinodis* (Fig. 45, 1).

10. Oktober, 2^h 30′ p. m. Im Sonnenschein. Zwangslauf in zwei Hauptrichtungen. Rückkehr: 60 cm in nicht ganz genauem Diagonallauf, dann exzentrische Kurve mit deutlicher Tendenz zur Reversion des zweiten Schenkels der Hinreise. Bei x mußte ich die Beobachtung leider unterbrechen.

2. *Myrmica laevinodis* (Fig. 45, 2).

10. Oktober, 2^h 45′ p. m. Kürzerer Zwangslauf in zwei Richtungen: Einen Meter weit schöner Diagonallauf, dann exzentrische Kurve, wobei sich die Ameise aber doch allmählich dem Neste nähert. Bei y Unterbrechung der Beobachtung.

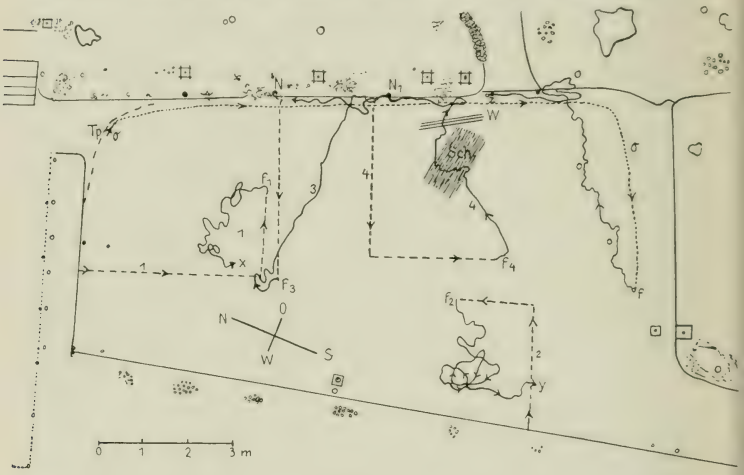


Fig. 45.

3. *Lasius niger* (Fig. 45, 3).

7. Oktober, 2^h 15′ p. m. Im Sonnenschein. 4 m langer Zwangslauf in einer Richtung. Kurzer Bogen, Reorientierung nach dem Ostrande mit einem Richtungsfehler von zirka 25°, Ankunft am Ostrand 1,6 m rechts vom Nest, kurze Schleife nach rechts, dann plötzliche Reorientierung nach links und prompte Korrektur der bedeutenden seitlichen Abweichung.

4. *L. niger* (Fig. 45, 4).

12. Oktober, 4^h p. m. Im Sonnenschein. Zwangslauf in zwei Richtungen. Tadelloser 2 m langer Diagonallauf, dann — nach Eintritt in den Schatten (bei Sch) — vorübergehende Tendenz zur Korrektur der Seitenabweichung, Reorientierung auf den Ostrand, Ankunft daselbst mit einem seitlichen Fehler von 1,85 m, kurze Schleife nach rechts und Reorientierung nach N, wie oben.

Zusammenfassung der Resultate der XI. Versuchsreihe.

Die wesentlichen Ergebnisse des Zwangslaufexperiments für die Frage der Einzelorientierung sind folgende:

1. Die höherstehenden Ameisen *(F. sanguinea)* mit relativ wohl ausgebildetem Gesichtssinn[1]) sind ausnahmslos imstande, auch nach ausgedehnten und verwickelten (unter fremdem Zwang erfolgenden) Einzelwanderungen in unbekannte Gegenden, sich augenblicklich und direkt nach dem Neste zu orientieren.

2. Erfolgt der Zwangslauf — auf freiem Terrain — in zwei aufeinander senkrechten Hauptrichtungen, so kehrt *F. sanguinea* stets in der Diagonale zurück —, bei bogenförmigem Zwangslauf in der Sekante, bei unregelmäßig vielwinkligem Zwangslauf in der ungefähren Resultante der Hinkurve, d. h.: *F. sanguinea* vermag ein Polygon direkt zu schließen. Die Cornetzsche Regel, wonach Ameisen auf Einzelwanderungen mit zwei oder mehr Hauptrichtungen bei der Rückkehr diese Richtungen stets in der umgekehrten Reihenfolge revertieren[2]), erleidet somit eine sehr wesentliche Einschränkung in dem Sinne, daß sie sehr wohl imstande sind, ein Polygon direkt zu schließen, falls sie die Hinreise auf freiem Terrain ohne Pause in sehr kurzer Zeit absolvierten. Es wird Sache künftiger geduldiger Beobachtungen sein, den Nachweis zu erbringen, daß solche polygonale Fernreisen bei den genannten Arten gelegentlich auch spontan vorkommen können[3]).

3. Die direkte Heimkehr durch Schließung eines Polygons beruht aber weder auf lokalem Ortsgedächtnis (gegen Cornetz) noch vorwiegend auf einer kombinierten

[1]) Man ist, denke ich, ohne weiteres berechtigt, die bei *F. sanguinea* gefundenen Resultate auch auf die übrigen *Formica*-Arten und auf andere gut sehende und psychisch höher organisierte Gattungen (namentlich der *Camponotinen*) zu übertragen. Bei *Camponotus ligniperdus* ist es mir bis jetzt noch nicht gelungen, einen typischen Zwangslauf zu erzeugen, indem alle meine Versuche an der sinnlosen Wut und der unglaublichen Halsstarrigkeit scheiterten, welche diese Tiere an den Tag legen, sobald man sie in ihren phlegmatischen Lebensgewohnheiten stört.

[2]) Loi du contre-pied von Reynaud.

[3]) Der einzige bisher beschriebene Fall eines spontanen Polygonschlusses ist von Cornetz (21, Fig. 39 ter) selbst und zwar bei der relativ gut sehenden *Cataglyphis bicolor*, beobachtet worden; Cornetz sucht jedoch diesen Fall durch seine Theorie der »bekannten Punkte« zu erklären. (Bezüglich der Kritik dieser Lehre vgl. S. 156 f.).

Assoziation kinetischer Strecken- und Winkelengramme[1]), sondern sicher zum größten Teil auf Ekphorie von visuellen Einzelengrammen, mit denen die Lage des Nestes assoziativ verknüpft ist. Inwieweit dabei auch eine gewisse Fähigkeit, aus der sukzessive wechselnden sinnlichen Lokalisation der Lichtquelle die Resultante zu ziehen, — also die Bildung einer primitiven, »optischen Winkelvorstellung« — mitwirkt, bleibt vorläufig unentschieden[2]) —; um diese Fähigkeit zu erweisen bzw. sicher auszuschließen, müßte man das Zwangslaufexperiment unter Ausschluß aller allenfalls als Anhaltspunkte dienender visueller Einzelkomplexe, also z. B. in einer Dunkelkammer von großen Dimensionen, wiederholen.

4. Immerhin ist eine gewisse — allerdings sehr unvollkommene — Reorientierung auch rein auf Grund kinetischer (oder besser: kinetisch-topischer) Engrammsukzessionen an sich möglich, aber kaum im Sinne einer kombinierten kinetischen Winkelvorstellung (denn dann wäre ja der Diagonallauf auch blinden Ameisen möglich), sondern wohl mehr im Sinne einer sukzessiven Reversion der betreffenden kinetisch-topischen Engramme (vgl. Versuch 41). Damit soll natürlich das Bestehen dieser Fähigkeit für ganz kurze Strecken, wie sie z. B. Szymanski bei seinen Versuchen anwandte, nicht in Abrede gestellt werden[3]).

5. Auch bei den kleinen, relativ schlecht sehenden niederen Arten ist eine direkte Reorientierung nach Zwangslauf möglich, doch machen sich dabei gegenüber dem Verhalten bei *F. sanguinea* einige charakteristische Unterschiede geltend, die für den Mechanismus dieser Reorientierung sehr bezeichnend sind, nämlich:

a) Die Reorientierung erfolgt meist nicht so sicher in der Richtung nach dem Ausgangspunkt, sondern mit erheblichen seitlichen Abweichungen.

b) Nach Zwangslauf in zwei Richtungen zeigt sich zwar anfänglich ebenfalls eine deutliche Tendenz zum Diagonallauf, die aber nach einiger Zeit (besonders bei *Myrmica*) erlischt.

Den ersteren Umstand (a) möchte ich damit in Zusammenhang bringen, daß diese sehr undeutlich sehenden Ameisen sich

[1]) Santschis »Winkelvorstellung«.

[2]) Mit Rücksicht auf das Resultat des Versuches 39, 8 können wir indessen diesem Faktor bei *Formica* keine sehr wesentliche Bedeutung zuerkennen!

[3]) Die Reorientierung unserer geblendeten *Sanguinea* nach ganz kurzem einachsigen Zwangslauf (unter 2 m) gehört wohl sicher hierher.

auch auf dem Zwangslaufe — wie überhaupt auf Einzelwanderung — nicht nach visuellen Einzelkomplexen, sondern nach der Lichtquelle orientieren; da nun bei der großen Unregelmäßigkeit der Bewegungen während des Zwangslaufes die sinnliche Lokalisation der Lichtquelle eine sehr schwankende und wenig konstante ist (namentlich wenn später obendrein noch die Hauptrichtung gewechselt wird), so kann das Tier bei der Rückkehr natürlich nur eine sehr ungenaue Reversion dieses Lichtengramms vornehmen.

Was den zweiten Umstand (b) betrifft, so dürfte derselbe jedenfalls eher auf einem gewissen Widerstreit (Kompromiß) bei der Reversion der beiden rasch aufeinander folgenden Lichtengramme beruhen (indem bald die eine, bald die andere dieser mnemischen Kräfte die Oberhand gewinnt oder — bei Gleichgewicht derselben — die Resultante gezogen wird), als auf der Bildung einer echten (kinaesthetischen oder optischen) Winkelvorstellung.

Dagegen spricht die prompte Korrektur der seitlichen Abweichungen nach Ankunft am Ostrande des Platzes in den Experimenten bei *Lasius niger* wiederum für die Annahme eines echten Ortsgedächtnisses (assoziierte topochemische, visuelle und kinetische Engrammkomplexe).

XII. Versuchsreihe: Die kinaesthetische Orientierung nach der Schwerkraft.

Schon im allgemeinen Teile dieses Buches (S. 50 und 56) wiesen wir darauf hin, daß eine »globale« kinaesthetische Orientierung zweifellos auch rein auf Grund der bei der Überwindung der Schwerkraft auftretenden Muskel- und Gelenkempfindungen denkbar ist (Schweresinn, »Baraesthesie«), indem diese Empfindungen infolge der ungleichmäßigen (asymmetrischen) Inanspruchnahme der Muskulatur beim Aufsteigen, Absteigen und Traversieren eines Abhangs einer mehr oder minder exakten sinnlichen Reversion zugänglich sind. Bekanntlich ist aber die Fähigkeit, die Schwerkraft wahrzunehmen, den Insekten von verschiedenen Entomologen überhaupt abgesprochen worden, — mit der Begründung, die Insekten (und namentlich die kleineren) besäßen eine im Verhältnis zu ihrer geringen Körpermasse (und Körpergewicht) so ungeheure Körperkraft, daß die Wirkung der Schwerkraft gegenüber jener gar nicht in Betracht komme.

Was speziell die Ameisen betrifft, so hat Cornetz (19), einer Anregung von R. de Gourmont (69) folgend, über den »Schweresinn« bei kleinen Arten einige interessante Beobachtungen gemacht; — er fand, daß z. B. die winzig kleine *Pheidole pallidula* ihre geradlinige Reiserichtung auch an senkrechten Mauern unverändert beibehält (sogen. »Trajet de Gourmont«) und schließt aus dieser Tatsache wie Gourmont, daß Ameisen für Niveaudifferenzen vollständig unempfindlich sein müssen. M. E. berechtigt aber diese Beobachtung keineswegs zu einer so weit gehenden negativen Schlußfolgerung, indem die Tatsache der Nichtbeachtung einer Sensation in so und so vielen Fällen noch nicht beweist, daß diese Sensation überhaupt nicht wahrgenommen wird, sondern höchstens so viel, daß dieselbe infolge gleichzeitiger Einwirkung andrer mächtigerer und daher dominierender Sensationen für gewöhnlich vernachlässigt wird. Um also gegebenen Falles die Nichtexistenz eines Sinnes — oder zum mindesten: die gänzliche Irrelevanz der betreffenden Rezeptionen für die Raumorientierung in physiologisch einwandfreier Weise darzutun, hat man zu allererst die Mitwirkung aller übrigen Sinneswahrnehmungen, welche für gewöhnlich dominieren und daher das Resultat in negativem Sinne beeinflussen werden, durch geeignete Versuchsanordnungen auszuschließen. Von diesen Überlegungen ausgehend, wählte ich die folgende

Allgemeine Versuchsanordnung.

1. Als Versuchsobjekt benutzte ich *F. rufa,* also eine Art, die wegen ihrer relativ stattlichen Körpergröße und weitgehenden Unabhängigkeit von Geruchsfährten positive Resultate von vornherein noch am ehesten erwarten ließ. Ich etablierte eine schwache Kolonie dieser Species in einem kleinen Lubbockneste, das ich in gewohnter Weise mit dem Rande meines Experimentiertisches verband. Das Futter (Honig) befand sich in einem kleinen runden Napf (2 cm Durchmesser) genau im Zentrum des Tisches.

2. Sämtliche Experimente wurden im Dunkelzelt ausgeführt, und zwar zunächst bei unipolarer, sodann bei bipolarer Beleuchtung.

3. Das Prinzip bestand darin, daß ich die Tischplatte zunächst in einem bestimmten Winkel zur Horizontalebene neigte, und zwar konstant nach der Nestseite, so daß also der Nesteingang dem tiefsten Punkte der Peripherie entsprach und die in gerader Linie zum Honig wandernden Ameisen zu diesem ansteigen

mußten. Während nun eine Ameise beim Honig saß, kehrte ich die Neigung der Tischplatte geräuschlos in die entgegengesetzte um, so daß jetzt das Nest sich oben befand und somit die sinnliche Reversion eines allenfalls erworbenen kinaesthetischen Engramms (»Aufstieg zum Honig«) notwendig zu einer virtuellen Orientierung nach der Schwerkraft führen müßte. Wenn also jetzt die beim Honig sitzende Ameise ihren »Rückweg« nach abwärts antreten würde (anstatt der neuen Lage des Nestes entsprechend nach aufwärts), so würde sie durch diese Reaktion das Vorhandensein eines kinaesthetischen Neigungsengramms und folglich auch ihre Fähigkeit, Terrainsteigungen wahrzunehmen, beweisen. — Im weiteren variierte ich die Versuche auch so, daß ich die Ameisen die schiefe Ebene vom Nest zum Honig traversieren ließ, derart, daß sie auf dem Hinwege die Steigung rechts, den Abhang links hatten; bei der Umkehrung des Neigungswinkels müßten sich dann natürlich auch diese topisch-kinaesthetischen Eindrücke ihrer sinnlichen Lokalisation nach umkehren.

A. Vorversuche.

Nr. 43. 1. Dezember 1913.

a) Unipolare Beleuchtung. Die zum Honig ansteigenden Ameisen haben das Licht senkrecht zur Linken. Das Tageslicht fällt durch eine in der Wand des Dunkelzeltes angebrachte Spalte auf den Tisch.

Neigung 20° nestwärts. Eine Umkehrung der Neigung hat keinerlei Einfluß auf die Orientierung der Ameisen. Zwei Ameisen, die gerade zum Honig unterwegs sind, stutzen einen Augenblick und gehen ruhig weiter (also jetzt abwärts). Eine *Rufa*, die während der Drehung beim Honig saß, geht ohne Zögern nestwärts.

Neigungswinkel 25°. Umkehrung ohne Einfluß.

Neigungswinkel 35°. Keine deutliche Orientierungsstörung.

Neigungswinkel 45°. Eine vom Honig zum Neste unterwegs begriffene Ameise stutzt fast eine Minute lang, kehrt um und geht (am Honig vorbei) 30 cm abwärts; dann stutzt sie wieder, beschreibt einige unregelmäßige Kreisbogen und geht endlich langsam und zögernd aufwärts bis zum Nesteingang. Zwei andere Ameisen gehen vom Honig in der Richtung zum Neste ab und erreichen den Nesteingang ohne Umweg. Eine dritte vom Honig abgehende Rufa geht 5 cm aufwärts, stutzt lange, beschreibt eine langausgezogene exzentrische Kurve und geht dann plötzlich entschlossen aufwärts bis zum Nest.

Nr. 44. b) Kontrollversuch, um die Zuverlässigkeit der Methode der bipolaren Beleuchtung zu prüfen.

Scheibe horizontal. Bipolare Beleuchtung: Kerzen quer zur Richtung Nest—Honig.

Was von Anfang an auffällt, ist die kolossale Unsicherheit der Tiere bei der Orientierung schon vom Nesteingang an. Die meisten wagen sich überhaupt nur zögernd bis höchstens einen bis zwei Dezimeter weit vor und kehren dann um; dabei dauert es gewöhnlich sehr lange, bis sie den Nesteingang wiedergefunden haben. Nach einer Stunde kommt überhaupt kein Tier mehr zum Vorschein, so daß ich die Beobachtung abbreche. Am nächsten Tag Wiederansetzung des Versuches. Diesmal verlassen die Ameisen das Nest in relativ großer Zahl — es bilden sich deutlich zwei Kolonnen, von denen die eine der Peripherie des Tisches entlang nach links, die andere nach rechts geht. Vier Ameisen rücken indessen vom Nesteingang aus ziemlich geradlinig gegen den Honig vor und finden denselben schließlich eine nach der andern. Sie fressen lange am Honig und wollen dann heimkehren (unterdessen haben sich die meisten andern Tiere, immer der Peripherie des Tisches entlang, wieder ins Nest begeben). Die vier am Honig gewesenen Ameisen irren dagegen zwei Stunden lang auf dem Tische herum, wobei sie unentschlossen bald in der Richtung des Nestes, bald in der entgegengesetzten Richtung (vom Zentrum aus) beständig hin und her gehen und dazwischen wieder zum Honig zurückkehren und lecken. Endlich gehen sie aufs Geratewohl in einer der beiden Richtungen bis zur Peripherie, und zwar eine in der Richtung des Nestes, die andern drei in der entgegengesetzten Richtung. Die erstere findet den Nesteingang nach einigem Suchen, die letzteren umkreisen die Scheibe der Peripherie entlang (zwei nach links, eine nach rechts) und finden so schließlich das Nest nach mehr als zweistündiger Irrfahrt. Unterdessen ist eine neue Ameise zum Honig gelangt — ein ungewöhnlich großes Tier. Ich lösche die Kerzen aus, so daß sich der Tisch in vollständiger Finsternis befindet. Am andern Morgen finde ich diese Ameise noch immer planlos auf dem Tische umherirrend, nachdem sie offenbar die Nacht außerhalb des Nestes verbracht hat.

Bei bipolarer Beleuchtung auf horizontaler Ebene erwiesen sich somit die vom Zentrum des Tisches ausgehenden Ameisen hinsichtlich der relativen Richtung vollständig desorientiert.

B. Hauptversuche.

Nr. 45. 1. 3. Dezember. Bipolare Beleuchtung (quer). Neigung 20° nestwärts.

Zahlreiche Rufa auf dem Tische, die meisten in der Nähe des Nesteingangs.

Neigung umgekehrt: Mehrere Ameisen, die im Begriffe waren, über den Tisch zum Neste zurückzukehren, machen ungefähr

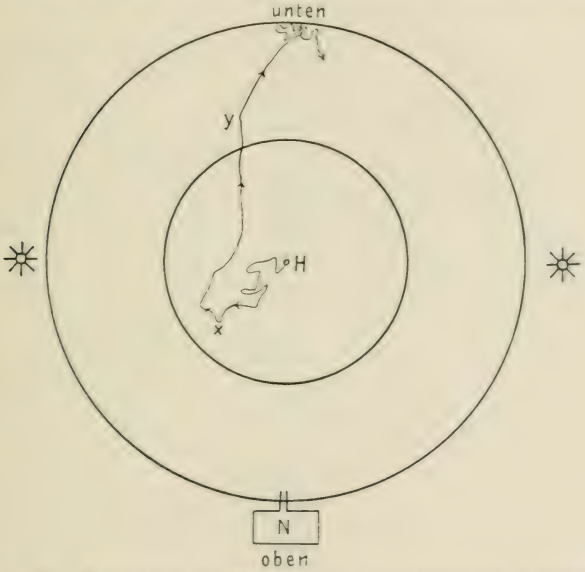


Fig. 46. Virtuelle kinaesthetische Orientierung nach der Schwerkraft.

auf der Höhe des queren Meridians kehrt und laufen in der umgekehrten Richtung abwärts. Allmählich sammeln sich fast alle Ameisen auf der falschen (geneigten) Seite des Tisches an und suchen dort nach dem Nesteingang (virtuelle kinaesthetische Orientierung nach der Schwerkraft.

Ich neige den Tisch wieder 20° nestwärts. Allmählich gehen alle Ameisen wieder abwärts, sammeln sich beim Nesteingang und schlüpfen ins Nest.

2. Bipolare Beleuchtung (quer). Neigung des Tisches: 20° nestwärts.

Nach $^3/_4$ Stunden finde ich eine Rufa beim Honig. Ich kehre die Neigung des Tisches um (Fig. 46, S. 201).

Resultat: Die Ameise verläßt den Honig schräg nach aufwärts; nach 5 cm stutzt sie, kehrt um, verharrt lange am selben Fleck, geht dann einige Male im Zickzack, trifft bei x eine Ge-

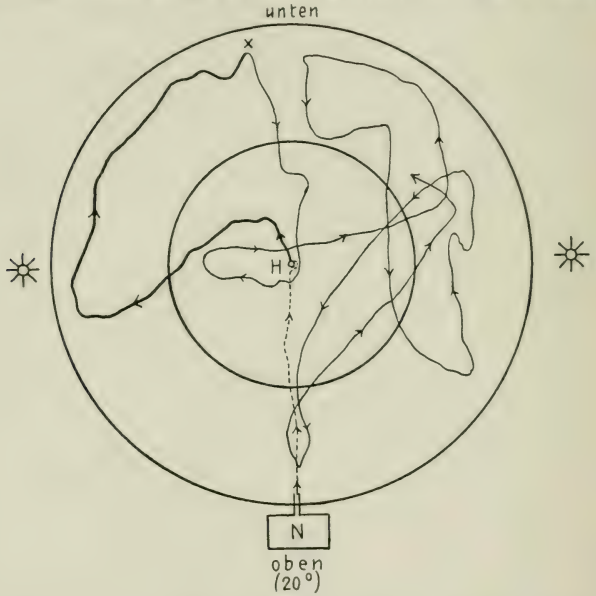


Fig. 47. Unvollkommene virtuell-kinaesthetische Orientierung nach der Schwerkraft (bis x), mit anschließender exzentrischer Kurve.

fährtin, kreuzt die Fühler mit ihr und läuft dann ohne Zögern abwärts, korrigiert bei y genau nach der tiefsten Stelle (Stelle des vermuteten Nesteingangs), sucht dort lange herum und beginnt dann eine exzentrische Kurve, wobei sie beständig wieder nach der tiefsten Stelle zurückkehrt (virtuelle Orientierung nach der Schwerkraft).

3. Ausgangssituation wie oben.

Eine sehr kleine *Rufa* geht fast gradlinig zum Honig. Neigung umgekehrt (Fig. 47). Die *Rufa* umkreist den Honignapf, geht 15 cm genau abwärts, macht eine starke Schleife nach links und

wendet sich abermals abwärts, exakt in der Richtung nach dem virtuellen Nesteingang (virtuelle Orientierung nach der Schwerkraft). Am Rande des Tisches Umkehr und exzentrische Kurve, wobei sie immer wieder abwärts geht. Einmal gelangt sie nach aufwärts bis 7 cm vor den Nesteingang, ohne denselben zu erkennen.

4. Kontrollversuch.

Ausgangssituation wie oben.

Eine große Rufa geht vom Nest fast geradlinig zum Honig

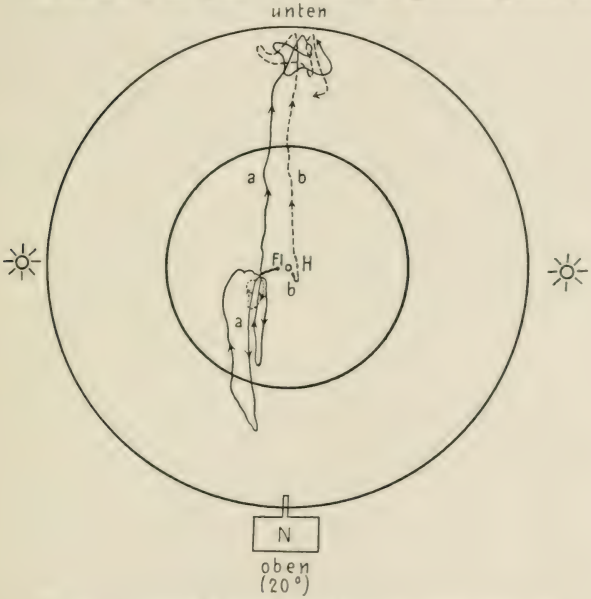


Fig. 48. Virtuelle kinaesthetische Orientierung nach der Schwerkraft.

Diesmal lasse ich die Neigung des Tisches unverändert, 20° nestwärts.

Die Rufa kehrt sich, nachdem sie genug gefressen hat, um, und geht ohne Zögern abwärts, 10 cm vom Nest gerät sie jedoch zu weit links und beschreibt eine lange Turnersche Kurve, bis sie den Eingang findet. (Reelle Orientierung nach der Schwerkraft.)

5. Tisch 20° nestwärts geneigt (Fig. 48 a). Bei Fl links neben dem Honig eine tote Fliege. Eine große Rufa entdeckt sie.

schleppt sie etwa 7 cm schräg abwärts und macht dann Halt, um die Beute besser zu fassen. — Unterdessen kehre ich die Neigung des Tisches um: Die Ameise stutzt lange, entfernt sich wiederholt von der Fliege gerade aufwärts (in reeller Orientierung), wie um zu rekognoszieren und kehrt jedesmal wieder zur Fliege zurück.

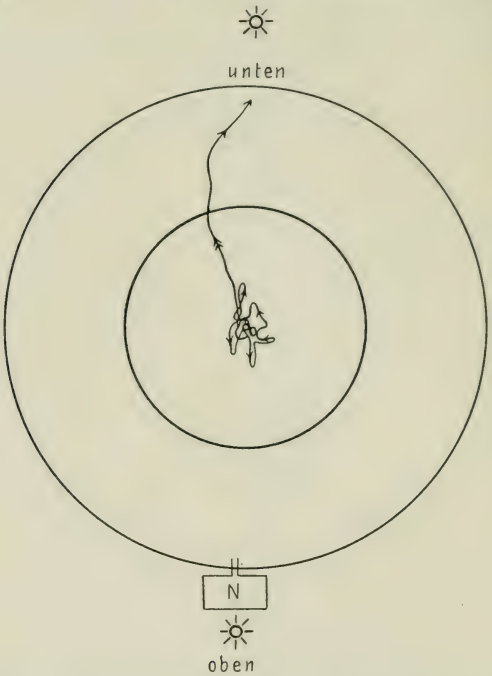


Fig. 49. Virtuelle kinaesthetische Orientierung nach der Schwerkraft.

Endlich schleppt sie die Beute noch etwa 2 cm abwärts, läßt sie liegen und geht in prachtvoller virtueller Orientierung abwärts, genau in der Richtung auf den tiefsten Punkt (vermeintlicher Nesteingang). Turnersche Kurve mit anschließender exzentrischer Wanderung. (Nicht gezeichnet.)

6. Tisch 20° nestwärts geneigt. Eine *Rufa* trinkt bei einem Wassertropfen 3 cm nestwärts vom Honig. Neigung umgekehrt. (Fig. 48 b, S. 203, punktierte Linie.)

Die Ameise will in der Richtung des Nestes (also jetzt aufwärts) weggehen. Nach 2 cm stutzt sie, dreht sich um — Kopf nach abwärts, — erhebt sich auf den Vorderbeinen, so hoch sie kann, und wiegt sich, indem sie die Tibien der Vorderbeine abwechselnd beugt und streckt, mehrere Male langsam auf und ab; — dabei sind die Fühler weit nach oben und vorn gestreckt. Hierauf macht sie einige Schritte abwärts, gelangt wieder zum Wassertropfen und fängt abermals an zu trinken. Nach einiger Zeit erhebt sie sich wieder auf den Vorderbeinen, und nun beginnt jenes eigentümliche Wiegen von neuem, diesmal mit dem Resultate, daß die Ameise in tadelloser virtuell-kinaesthetischer Orientierung gerade abwärts geht, bis zur virtuellen Nestgegend, wo sie in dem vergeblichen Bemühen, den Nesteingang zu finden, eine komplizierte Turnersche Kurve beschreibt und daran anschließend eine exzentrische Kurve, wie gewöhnlich.

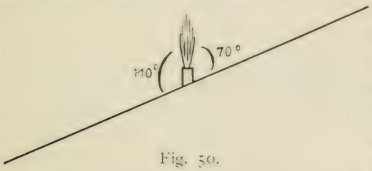


Fig. 50.

7. Tisch 20° nach der entgegengesetzten Seite geneigt (Nest oben). Eine von unten auf dem Heimweg nach N begriffene Ameise gelangt zum Honig und fängt an zu fressen.

Neigung des Tisches umgekehrt (Nest 20° unten). Das Tier wendet sich vom Honig ab, geht 1 cm abwärts, stutzt lange, wiegt sich in der oben beschriebenen eigentümlichen Weise mit dem Vorderkörper auf und ab, dreht sich um und geht in virtuell-kinaesthetischer Orientierung aufwärts bis zur Gegend des virtuellen Nesteingangs.

8. Neigung des Tisches 20° nestwärts. Kerzen in der Achse Nest-Honig, eine hinter dem Nest, die andere diametral gegenüber. Eine Ameise beim Honig.

Neigung umgekehrt (Fig. 49, S. 204). Die Ameise geht unentschlossen um den Honignapf herum, dann mehrere Male eine kurze Strecke weit auf- und abwärts (wobei sie zwischendurch immer wieder eine Weile am Honig leckt). Schließlich verläßt sie den Honig definitiv nach abwärts (virtuelle kinaesthetische Orientierung).

Ich modifizierte die Versuchsanordnung in der angegebenen Weise, um festzustellen, ob nicht die Tiere in den früheren Versuchen sich vielleicht deshalb orientierten, weil die Winkel, welche die Kerzenflammen (bei seitlicher Aufstellung) mit der Ebene des Tisches bildeten, nach beiden Richtungen ungleiche sind (Fig. 50).

Durch die obige Modifikation, wobei sich die Lichter in der Neigungsachse des Tisches befanden, wurden die Ameisen auch dieses letzten möglichen Anhaltspunktes beraubt, und es hätte somit jetzt bei einer vom Zentrum ausgehenden Ameise eine vollständige Desorientierung, ähnlich wie im Kontrollversuch 44, eintreten müssen. Da dies nicht der Fall war, sondern trotz-

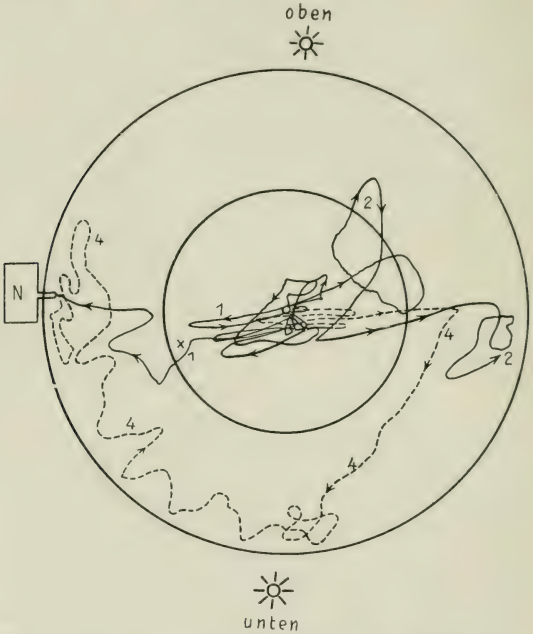


Fig. 51. Unvollkommene virtuell-kinaesthetische Orientierung bei Traversierung eines Abhanges.

dem nach der initialen Unsicherheit eine tadellose virtuelle Orientierung wie in den anderen Fällen eintrat, so ist eine andere Annahme, als daß wir es hier in der Tat mit einer reinen (virtuellen) Orientierung nach der Schwerkraft zu tun haben, schlechterdings ausgeschlossen.

9. 14. Dezember 1913. Das Nest wird quer zur Neigungsebene des Tisches befestigt, so daß die Ameisen jetzt die schiefe Ebene vom Nest zum Honig **traversieren.** Bi-

polare Beleuchtung in der Neigungsachse (wie im Versuch 8), also quer zur Marschrichtung. Die vom Nest zum Honig wandernden Ameisen haben die Steigung rechts, den Abhang links.

Vier Ameisen gehen nacheinander zum Honig und fressen daran. Ich kehre die Neigung des Tisches um.

Nr. 1 (Fig. 51, 1, S. 207) geht während 20 Minuten beständig zwischen dem Honig und dem Neste hin und her, wobei sie indessen den inneren Kreis nicht überschreitet; dabei palpiert sie fortgesetzt den Boden mit den Fühlern, zuletzt trifft sie bei x eine Gefährtin, die nach dem Honig unterwegs ist, kreuzt die Fühler mit ihr und reorientiert sich im Zickzack nach N.

Nr 2 (Fig. 51, 2) geht dreimal in virtueller Orientierung ab, kehrt aber jedesmal zum Honig zurück. Beim vierten Mal entfernt sie sich weiter vom Honig, beschreibt eine exzentrische Kurve schräg aufwärts, kehrt wieder bis nahe zur Mitte zurück und geht endlich in nicht ganz genauer virtueller Orientierung bis zum entgegengesetzten Rande des Tisches. Daselbst Turnersche Kurve.

Nr. 3 läuft beständig bald nach der Nestseite, bald nach der entgegengesetzten Seite, kehrt immer wieder um, zum Honig zurück und ist nach ¾ Stunden noch immer nicht orientiert.

Nr. 4 (Fig. 51, 4) schwankt dreimal zwischen den beiden Richtungen hin und her und geht hierauf in virtueller Orientierung bis 20 cm an die Peripherie. Dann kehrt sie plötzlich um, geht schräg abwärts bis zum tiefsten Punkt, macht dort eine Turnersche Kurve und reorientiert sich zögernd in Zickzack nach N.

10. Kontrollbeobachtung: Gleiche Versuchsanordnung wie in Versuch 9, doch wird diesmal die Neigung der Tischplatte nicht umgekehrt.

Resultat: Zwei vom Honig abgehende Ameisen reorientieren sich, ähnlich wie Nr. 1 des Versuches 9, erst nach langem Hin- und Herschwanken zögernd nach N zurück.

Zusammenfassung der Resultate der XII. Versuchsreihe.

1. Als übereinstimmendes Ergebnis der vorstehenden Versuche ergab sich die überraschende Tatsache, daß F. rufa bei direktem Anstieg oder Abstieg (im Optimum der Schwerkraftswirkung) schon einen Neigungswinkel von 20° wahrzunehmen vermag und daß

dieses kinaesthetische Engramm bei vollständigem Ausschluß aller übrigen Orientierungsmöglichkeiten zur Not für die Reorientierung allein ausreicht.

Der ausnahmslose Eintritt einer virtuellen Orientierung in der entgegengesetzten Richtung des Raumes (als feinstes Reagens zum Nachweis einer stattgehabten Engraphie untergeordneter Hilfskonstanten) nach Umkehrung des Neigungswinkels — diese Tatsache ist zugleich ein weiterer wichtiger Gegenbeweis gegen die Existenz eines absoluten inneren Richtungssinnes: Denn, wenn irgendwo, so hätte man hier erwarten dürfen, daß diese angeblich so mächtige und unfehlbare Richtungsangabe über jenes einzige für gewöhnlich so nebensächliche kinaesthetische Hilfsengramm den Sieg davontragen würde!

2. Dagegen scheint die horizontale Traversierung eines Abhangs von 20° nur in sehr mangelhafter Weise wahrgenommen zu werden, so daß eine Reorientierung auf Grund dieses undeutlichen kinaesthetischen Engramms allein sehr schwierig ist.

3. Bei gleichzeitiger Gegenwart einer stabilen Lichtquelle (unipolare Beleuchtung) überwiegt die Lichtorientierung in weitgehendem Maße über die kinaesthetische Orientierung nach der Schwerkraft, derart, daß die Umkehrung eines Neigungswinkels von 20°, 25° und 35° keine, die Umkehrung einer Neigung von 45° nur eine vorübergehende Desorientierung bewirkt.

Die praktische Nutzanwendung, die wir aus diesen Resultaten für die Verhältnisse im Freien machen können, ist die, daß bei größeren Arten Terrainneigungen von 20° an für die Orientierung nicht ganz gleichgültig sind, sondern als untergeordnete Nebenengramme gegebenenfalls sehr wohl in Betracht kommen können.

E. Zusammenfassung sämtlicher Ergebnisse.

Die Frage nach dem Zustandekommen der Raumorientierung bei den Ameisen ist nur ein — verhältnismäßig einfacher — Spezialfall des psychophysiologischen Orientierungsproblems überhaupt. Von der Überzeugung ausgehend, daß die Kenntnis der allgemeinen mnemischen und physiologischen Gesetze, welche die Raumorientierung der Organismen beherrschen, auch für die richtige Beurteilung jedes Einzelfalles von größtem Werte ist,

haben wir daher zunächst diese allgemeinen Gesetze eingehend studiert und so die nötigen Gesichtspunkte gewonnen für eine fruchtbringende experimentelle Durcharbeitung derjenigen Spezialprobleme, welche uns im zweiten Teile dieses Buches beschäftigten.

I. Die mnemischen und physiologischen Grundlagen der Raumorientierung im allgemeinen und bei den Ameisen im besonderen.

1. Die Orientierungsfähigkeit im weitesten Sinne ist eine primäre Eigenschaft des lebenden Protoplasmas und als solche schon mit der einfachen unmittelbaren Reizbeantwortung aufs engste verknüpft.

2. Je nachdem der Organismus bei der Orientierung seinen Ort im umgebenden Raume beibehält oder wechselt, kann man zunächst zwei Hauptkategorien der Orientierung, eine statische und eine dynamische (lokomotorische) unterscheiden.

3. Die statische (und propriozeptive) Orientierung betrifft die Erhaltung, bzw. Einstellung des Körpers oder seiner Teile in einer bestimmten Gleichgewichtslage im Raum; sie wird (bei den Tieren) durch propriozeptive Reize vermittelt, d. h. solche, die (bei aktiven und passiven Bewegungen) innerhalb der bewegten Teile selbst entstehen und reflektorische Einstellungsbewegungen auslösen. Die Funktion der statischen und propriozeptiven Sinnesapparate kann aber (bei der Lokomotion) für sich allein niemals irgendwelche Anhaltspunkte für die primäre Einschlagung einer relativen Richtung nach einem bestimmten, in der Außenwelt gegebenen Ziele liefern, sondern höchstens sekundär zur konstanten Einhaltung dieser Richtung beitragen, nachdem dieselbe durch einen exterozeptiven (relationellen) Sinn ausgelöst worden ist.

4. Als dynamische (sive: lokomotorische) Orientierung definieren wir dagegen die Fähigkeit der Organismen, die räumliche Fortbewegung ihres Körpers oder einzelner Teile desselben in einer bestimmten Richtung zu dirigieren, welche von der Lokalisation einer äußeren (auf exterozeptivem Wege perzipierten Reizquelle abhängig ist. Da eine bestimmte Orientierungsbewegung bei den verschiedenen Organismen immer nur durch ganz bestimmte, spezifische Fernreize ausgelöst wird, so setzt jede dynamische Orientierung im Prinzip bereits die Beteiligung eines mnemischen Faktors voraus. Nach der Natur dieses mnemischen Prozesses, wie er sich dank der fortschreitenden Ausbildung be-

sonderer Reizleitungs- und Reizspeicherungsapparate (Zentralnervensystem) im Laufe der Phylogenie allmählich differenzierte, kann man bei der dynamischen Raumorientierung zunächst wieder zwei Hauptstufen unterscheiden, eine primitive: Die unmittelbare oder direkte, und eine höhere, die mittelbare oder indirekte Orientierung.

5. Bei der unmittelbaren (direkten) Raumorientierung wird das Bewegungsziel direkt mit den Sinnen perzipiert.

Wenn eine einfache, direkte Orientierungsbewegung unabänderlich in der Einfallsachse des auslösenden Reizes erfolgt, so ist man berechtigt, von einem Tropismus zu sprechen. Bei vielzelligen Organismen mit ausgebildetem Zentralnervensystem löst der Reiz dagegen gewöhnlich einen mehr oder minder komplizierten vorgebildeten Mechanismus aus und zwar entweder einen primären (hereditären) oder einen sekundären (plastischen) Mechanismus. Der hereditär-mnemische Automatismus wiederum ist entweder ein Reflexautomatismus (einphasiger Bewegungskomplex) oder ein Instinktautomatismus (mehrphasiger Bewegungskomplex). — Die Reflexbewegung ist zeitlich an die Fortdauer des auslösenden adäquaten Reizes streng gebunden, wogegen dieser Reiz beim Instinktautomatismus lediglich die erste Phase der hereditären Engrammsukzession ekphoriert, während die entsprechende mnemische Erregung den ursprünglich auslösenden Reiz weit überdauert. Erlischt also hier der primäre richtunggebende Reiz, so hört die Fortbewegung als solche nicht auf, sondern verwandelt sich in eine unruhig hin- und herpendelnde Bewegung, indem nun der verschwundene Originalreiz sofort als Engramm ekphoriert wird: »Phänomen der Reizsuchung«. Bei der direkten Orientierung auf Grund eines sekundären Automatismus ekphoriert der richtunggebende Reiz ein plastisches (individuell erworbenes) Engramm und die Reaktion ist daher in diesem Falle eine ganz individuelle.

6. Bei der mittelbaren (indirekten) Orientierung wird das Endziel der Fortbewegung nicht mehr direkt mit den Sinnen wahrgenommen, sondern ist im Sensorium des Tieres von vornherein nur als Engramm vertreten. Die Ekphorie dieses Zielengramms veranlaßt zwar die Orientierungsbewegung als solche, aber die Orientierung selbst, d. h. die Richtung der Fortbewegung wird hier durch intermediäre Reizkomplexe bestimmt, welche mit dem Reizkomplex des Ausgangspunktes und des Zieles durch kontinuierliche sukzessive Assoziation verknüpft sind und die bei ihrer ak-

tuellen Wiederkehr die entsprechenden homophonen Engramme auslösen. Diese identifizierende mnemische Homophonie jeder solchen indirekten Engrammsukzession mit den originalen Reizkomplexen der Außenwelt, welche sie seinerzeit erzeugten, ist eine conditio sine qua non, damit eine indirekte Orientierung in praxi eintritt; — eine mnemische Grundregel, aus welcher sich die Unhaltbarkeit der von Cornetz aufgestellten Hypothese eines »absoluten Richtungssinnes« mit notwendiger Konsequenz ergibt. Da in praxi jeder Hinreise eine entsprechende Rückreise folgt, so muß ferner der mnemische Ablauf einer solchen intermediären Engrammsukzession reversibel sein. — Die indirekte Raumorientierung setzt (auch im einfachsten Falle) die Fähigkeit zur Aufnahme individueller (d. h. im Leben des Individuums erworbener) Engramme voraus. Sie ist für Tiere mit festem Wohnsitz, die zum Zwecke des Nahrungserwerbs größere Wanderungen unternehmen müssen, eine notwendige Existenzbedingung.

7. Die Sinnesrezeptionen, welche bei den Ameisen für die Fernorientierung in Betracht kommen, sind in erster Linie die durch den Kontaktgeruchsinn (topochemischen Sinn von Forel) und durch den Gesichtssinn vermittelten; als untergeordnete Hilfsmomente können sich zu diesen unter Umständen noch hinzugesellen: Der Muskelsinn (Wahrnehmung von Körperdrehungen), der Schweresinn (Wahrnehmung von Terrainsteigungen), der sogenannte »Ermüdungssinn« (Wahrnehmung der Länge zurückgelegter Strecken: Podometersinn von Piéron-Cornetz), der Drucksinn (Wahrnehmung der Windrichtung mittels der Borstenhaare der Körperoberfläche [Santschi]) und der Vibrationssinn (?, Wahrnehmung der Stridulationen von Nestgenossen). Da nach dem anatomischen Bau der betreffenden Sinnesorgane und nach den physiologischen Ermittlungen über deren Funktion eine direkte Perzeption des Nestes über einen Umkreis von 1 bis 2 m hinaus durch keinen dieser Sinne möglich ist, so muß die Fernorientierung der Ameisen im wesentlichen eine indirekte sein.

8. Nach der Art ihrer Engraphie kann man die von den Ameisen zur indirekten Orientierung benutzten intermediären Reizkomplexe in zwei Kategorien scheiden:

a) Einphasige oder globale Komplexe, bei welchen die sukzessiv einwirkenden Reize nicht einzeln engraphiert werden (weil sie unter sich qualitativ und quantitativ vollkommen gleichartig sind und meist kontinuierlich ineinander überfließen), sondern

der betreffende homogene Komplex nur einen einzigen »globalen« (gleichförmigen) Engrammkomplex hinterläßt, und

b) mehrphasige oder differenzierte Komplexe, welche in eine Sukzession differenter Einzelphasen zerfallen und daher auch eine entsprechende Sukzession differenter Einzelengramme hinterlassen.

9. Eine indirekte Orientierung auf Grund einphasiger (globaler) Komplexe ist hinsichtlich ihrer relativen Richtung nur dann eindeutig bestimmt, wenn der betreffende Reizkomplex asymmetrisch auf umschriebenen Sinnesflächen lokalisiert und somit sinnlich reversibel ist. Hierher gehören folgende Spezialfälle.

1. Die Orientierung nach der Lichtquelle
2. Nach der Windrichtung
3. Nach der Intensität der Schwerkraft
4. Nach den magnet. Polen (Kompaß)

} Freie Orientierung (Reizquelle praktisch unendlich weit entfernt).

5. Nach gegebenen topographischen Linien: Mauern, Flußufern und dergleichen.

} einseitig kanalisierte Orientierung.

10. Dagegen ist die indirekte Orientierung bei diffuser oder bilateral symmetrischer sinnlicher Lokalisation des globalen Komplexes im Prinzip zweideutig bestimmt; hierher gehört vor allem die Orientierung auf einfachen (gleichförmigen) Geruchsfährten und auf gleichförmigen Ameisenstraßen. Das Spurdrehungsphänomen (sogen. Polarisationsphänomen) von Bethe, wonach die Ameisen die beiden Richtungen ihrer Fährte anscheinend unmittelbar aus der chemischen Beschaffenheit der Spur selbst zu erkennen vermögen, widerspricht diesem Satze nur scheinbar, indem es sich bei dieser Erscheinung nicht um eine unmittelbare Richtungsbestimmung handelt, sondern um eine Richtungsangabe, die erst mittelbar, aus einer streckenweisen Verfolgung der Kontinuität der Spur, resultiert und die höchstwahrscheinlich auf der Wahrnehmung gewisser quantitativer Differenzen beruht: »Globale Polarisation«.

11. Eine indirekte Orientierung auf Grund mehrphasiger (differenzierter) Komplexe ist dagegen in bezug auf ihre relative Richtung im Prinzip stets eindeutig bestimmt, da hier neben der simultanen sinnlichen Reversion noch eine sukzessive Reversion der betreffenden Einzelengramme

möglich ist. Auf dieser höchsten mnemischen Stufe der Raumorientierung beruht das echte »Ortsgedächtnis« des Menschen und der höheren Tiere inklusive gewisser sozialer Insekten.

II. Die experimentellen Ergebnisse.

1. Überblicken wir die Resultate unserer experimentellen Untersuchungen, so konstatieren wir zunächst ganz allgemein, daß dieselben sich mit den im ersten Teil entwickelten theoretischen Schlußfolgerungen in allen Punkten in vollkommener Übereinstimmung befinden: Wir sind in der Tat im Laufe unserer Experimente auf kein Phänomen gestoßen, das sich nicht in einfacher und natürlicher Weise aus den allgemeinen mnemischen und physiologischen Gesetzen erklären ließ, welche wir daselbst für die Raumorientierung der Ameisen zunächst rein theoretisch ableiteten; — wir sahen uns nirgends veranlaßt, zur »Erklärung« der Tatsachen irgendwelche noch unentdeckte oder gar jenseits der Grenzen unseres Naturerkennens liegende geheimnisvolle Kräfte in Anspruch zu nehmen, wie sie von Bethe für die Orientierung auf Geruchsspuren, von Cornetz für die Orientierung auf Einzelwanderung postuliert worden sind.

2. Das »Spurdrehungsphänomen« von Bethe beruht weder auf einer »Polarisation« der chemischen Teilchen der Geruchsspur (Bethe), noch auf einer Wahrnehmung der »Geruchsform« der Fußspuren (Wasmann), noch vornehmlich auf sukzessiver Engraphie differenter topochemischer Einzelkomplexe auf und neben der Spur (Forel), sondern auf einer (qualitativen und) quantitativen polaren Ungleichwertigkeit des Spurgeruches an den beiden Enden der Fährte, indem der den Füßen der Ameisen spärlich anhaftende Nestgeruch (bzw. Futtergeruch) von den Tieren vom Nesteingang (bzw. Futterende) an in proportional mit der Entfernung vom Neste usw. abnehmender Intensität auf die Spur verschleppt wird. Für diese Deutung sprechen folgende Tatsachen:

I. Die Resultate des mnemischen Versuchs:

a) Ameisen, die auf die Mitte einer ihnen »unbekannten« Fährte (der gleichen Kolonie) gesetzt werden, sind unfähig, die beiden Richtungen dieser Fährte vom Fleck weg zu unterscheiden, sondern sind genötigt, die Fährte erst in beiden Richtungen eine Strecke weit zu verfolgen (gegen Wasmann);

b) das nämliche ist aber auch (bei bipolarer Beleuchtung!) bei den Individuen der Fall, welche angeblich die Details der betreffenden Fährte kennen sollen (gegen Forel).

II. Die Intensität des Spurdrehungsphänomens nimmt proportional mit der Entfernung vom Neste ab.

III. Sie nimmt dagegen zu mit der Länge des gedrehten Teilstückes.

IV. Das Spurdrehungsphänomen wird auf »Larvenspuren« sehr rasch undeutlich und ist nach einiger Zeit auch in unmittelbarer Nestnähe vollständig negativ, offenbar deshalb, weil in diesem Falle der »Nestgeruch« der Fährte durch den in originaler und gleichmäßiger Stärke auf die Spur verschleppten »Larvengeruch« allmählich übertäubt wird.

3. Die relative Richtung wird auf Geruchsspuren in erster Linie durch ein gleichzeitig aufgenommenes lokalisiertes Lichtengramm bestimmt. (Beweis: Santschis Spiegelversuch auch auf Geruchsfährten positiv.) In zweiter Linie können globale (asymmetrisch lokalisierte) topische Engramme zur Bestimmung der relativen Richtung beitragen und sogar nahezu ausreichen. (Beweis: Der mnemische Versuch auf topisch einseitig kanalisierter Fährte.)

Bei einseitiger topischer Kanalisierung der Fährte kann sogar der Bonnetsche Fingerversuch negativ werden, indem die Geruchsindikation des Weges vorübergehend vernachlässigt wird.

4. Die Orientierung auf Ameisenstraßen beruht bei *Formica* hauptsächlich auf der Lokalisation des Lichtengramms.

5. Die Orientierung auf Durchgangsstrecken ist bei *Formica* vollkommen unabhängig von Geruchsspuren; sie beruht auch nicht so sehr auf allgemeiner Lichtorientierung, als vielmehr auf visuellen Einzelengrammen (im Sinne Santschis) und auf der Erwerbung allgemein-topochemischer Engramme (allgemeine Bodenbeschaffenheit).

6. Hinsichtlich der Orientierung auf Einzelwanderung sind die von Cornetz aufgestellten Grundregeln im allgemeinen zu bestätigen (mit Ausnahme der Verhältnisse bei blinden Ameisen):

a) die einzeln wandernde Ameise geht in der Regel nicht auf einer Geruchsspur;

b) sie zeigt eine merkwürdige Fähigkeit, eine bestimmte Hauptrichtung mit großer Konstanz beizubehalten.

7. Dagegen ist die Cornetzsche Deutung des Piéronschen Transportphänomens (Phänomen der virtuellen

Orientierung nach seitlichem Transport) und seine darauf basierte Theorie eines absoluten Richtungssinnes in allen Einzelheiten falsch; sie steht sowohl mit der Vernunft als mit den Resultaten sämtlicher zum Zwecke ihrer Nachprüfung unternommener Experimente in direktem Widerspruch und ist daher als theoretisch wie praktisch vollständig unhaltbar aufzugeben.

8. Das Phänomen der virtuellen Orientierung nach seitlichem Transport beruht vielmehr zweifellos auf der Gewohnheit (besonders der niederen) Ameisen, sich auf ihren Einzelwanderungen nach der Lichtquelle zu orientieren, d. h. von deren Lokalisation im Auge ein Engramm zu fixieren und dieses Engramm bei der Rückkehr auf reziproke bzw. korrespondierende Sinnesflächen zu revertieren: Lichtkompaßtheorie von Santschi. Die Richtigkeit dieser Theorie wird durch eine große Reihe experimenteller Tatsachen über allen Zweifel sichergestellt.

I. Positive Beweise[1]):

a) die Lichtumstellungsversuche von Lubbock, Turner und mir;

b) die Spiegelversuche von Santschi;

c) der Zeit- oder Fixierungsversuch von mir.

II. Negative Beweise [zugleich positive Beweise gegen die Existenz eines absoluten Richtungssinnes][1]):

d) das Nichteintreten der virtuellen Orientierung bei blinden Ameisen, von Santschi und mir demonstriert;

e) Das Nichteintreten des Phänomens bei Verdeckung der Lichtquelle im Hutschachtelversuch von Lubbock und im Kesselversuch von Santschi;

f) Die Unmöglichkeit jeder Orientierung von der Mitte aus bei bipolarer Beleuchtung im Dunkelzelt auf horizontaler Ebene (von mir gezeigt).

9. Die Resultate unserer Zwangslaufexperimente beweisen, daß Ameisen (gegen Cornetz) u. U. fähig sind, ein beschriebenes Polygon selbst aus bedeutenden Entfernungen direkt zu schließen. Die kinaesthetische Wahrnehmung der stattgehabten Winkeldrehungen hat dabei nur einen verschwindend geringen Anteil, vielmehr dürfte das Phänomen in der Hauptsache auf visuellen Fernwahrnehmungen beruhen.

[1]) Ich führe hier nur diejenigen Tatsachen als strikte Beweise an, welche schlechterdings keiner andern Deutung fähig sind.

10. Die Ameisen sind nicht imstande, passive Drehungen an sich wahrzunehmen; die angebliche Drehungsreaktion (als welche Bethe das Phänomen der Beibehaltung der Richtung bei passiver Drehung der Unterlage bezeichnet hat) beruht auf Orientierung nach der Lichtquelle (Lubbock, Viehmeyer, Wasmann, Santschi, ich).

11. Dagegen sind große Arten sehr wohl imstande, Terrainsteigungen direkt wahrzunehmen und bei vollständigem Ausschluß aller übrigen Orientierungsmöglichkeiten sich sogar zur Not nach der Schwerkraft allein zu orientieren: Kinaesthetische Orientierung nach der Schwerkraft.

Beweis: Bei Umkehrung des (engraphisch fixierten) Neigungswinkels tritt virtuelle Orientierung ein.

12. Höhere (und in beschränktem Umfange auch niedere) Ameisen sind zweifellos imstande, auf Durchgangsstrecken und selbst auf Einzelwanderung von den durchwanderten Örtlichkeiten eine Reihe sukzessiv assoziierter Einzelengrammkomplexe (visuelle, topische, topochemische Engramme) aufzunehmen und dieselben selbst nach Wochen mit großer Treue zu ekphorieren. Die Ameisen besitzen demnach, wie die übrigen sozialen und nestbauenden Hymenopteren (und wie die höheren Tiere) ein echtes individuelles Ortsgedächtnis.

Zusammenfassend können wir sagen, daß die Raumorientierung besonders der höheren Ameisen ein sehr komplizierter Vorgang ist, wobei je nach Umständen verschiedenen Sinnesgebieten angehörende, individuell, d. h. plastisch mnemische Komplexe bald für sich allein, bald (häufiger) kombiniert zur Ekphorie und Homophonie mit den entsprechenden Komplexen der Außenwelt gelangen. In der Vielseitigkeit ihrer Orientierungsmittel, und ganz besonders in der den waltenden Umständen außerordentlich geschickt angepaßten Anwendungsweise derselben verraten die Ameisen plastische Fähigkeiten, welche denen der übrigen sozialen Hymenopteren kaum nachstehen, ja, sie teilweise wohl übertreffen.

Literaturverzeichnis[1]).

1. Alix, Le prétendu sens de la direction chez les animaux. Revue Scientif, (Paris) 1891, II.
2. *Bates, The naturalist on the River Amazone. London 1873.
3. *Belt, The naturalist in Nicaragua. 1874, 2nd Ed. 1888, p. 24 (Cit. nach Wasmann 112).
4. Berthelot, S., Oiseaux voyageurs et poissons de passage. Paris 1875 (Cit. nach Claparède 17)
5. *Bethe, A., Dürfen wir den Ameisen und Bienen psychische Qualitäten zuschreiben? Arch. f. d. ges. Physiologie, Bd. 70, 1898, S. 15ff.
6. *—, Nochmals die psychischen Qualitäten der Ameisen. Ibid. 1900, p. 39.
7. *—, Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen, z. T. nach neuen Versuchen. Biol. Centralbl. Bd. 22, 1902, S. 193.
8. Binet. A., La vie psychique des Microorganismes. 2. Aufl., deutsch von W. Medicus, Halle 1902.
9. Bohn, Recherches sur les phénomènes mnémiques chez les organismes inférieurs. Verh. III. internat. Kongr. f. med. Psychologie etc. in Zürich 8./9. IX. 1912. Journal f. Psych. u. Neurol. Bd. 20. 1913.
10. *Bonnet, C,, Observations sur de petites Fourmis, etc. Oeuv. d' Hist. Nat. et de Philos. I. Neuchâtel 1779—83.
11. Bonnier, G., Les Abeilles n'exécutent-elles que des mouvements reflexes? Ann. Psychol. XII, 1906.
12. Bonnier, P., Les sens de l'orientation. Rev. Scient. 1898 I. p. 108.
13. —, L'orientation. Paris Nord. 1900, p. 75ff.
14. Bouvier, Les habitudes des Bembex. Ann. Psychol. VII. 1901 p. 55.
15. v. Buttel-Reepen, Sind die Bienen Reflexmaschinen? Biol. Centralbl. 20, 1900.
16. Caustier, Les pigeons voyageurs. Rev. de l'Hypnot. VII, 1893, p. 10.
17. Claparède, Ed., La faculté d'orientation lointaine. Arch. de Psychol. II, 1903, p. 133.
18. Cornetz, V., Observations sur le sens de la direction chez l'homme. Rev. des Idées, Juillet 1909.
19. *—, Le sens topographique chez les Fourmis (Commentaire à l'étude de R. de Gourmont). Ibid. Déc. 1909.
20. *—, Trajets de Fourmis et retours au nid. Mém. de l'Institut gén. Psychol. 1910.
21. *—, Album faisant suite aux trajets etc. Ibid. 1910.
21a. *—, Texte explicatif. Ibid. 1910.
22. *—, Observations de 1909. — Observations de 1910. Ibid. 1910.

[1]) Die Arbeiten, die sich auf die Raumorientierung der Ameisen beziehen oder Angaben darüber enthalten, sind mit einem * bezeichnet.

23. *Cornetz, V., Une règle de constance dans les trajets lointains de la Fourmi exploratrice. Rev. des Idées 1910.

24. *—, Deux expériences intéressantes à faire avec les Fourmis. Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord, Janv. 1911.

25. *—, La conservation de l'orientation chez la Fourmi. Rev. Suisse de Zool. XIX, 1911, p. 153.

26. *—, Das Problem der Rückkehr zum Nest der einzeln forschenden Ameise. Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol., Bd. VII, 1911.

27. *—, Le danger des expériences négatives en biologie. Rev. des Idées 1911, p. 295.

28. *—, L'oil boussole de la Fourmi d'après Santschi. Ibid. 1911, p. 233.

29. *—, Observations à faire à propos des trajets de Fourmis. Feuille des jeunes Naturalistes, 1911, p. 176.

30. *—, A propos d'une croyance vulgaire très répandue touchant le retour au gîte de la Fourmi. Bull. Inst. gén. Psychol. 1911.

31. *—, A propos de la prédominance des départs d'exploratrices vers le nord et le nord-ouest. Ibid. 1911.

32. *—, Quelques observations sur l'estimation de la distance chez la Fourmi. Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord, 1912, p. 39.

33. *—, La connaissance du monde environnant son gîte pour une Fourmi d'espèce supérieure. Rev. des Idées, 1912 (Avril).

34. *—, De la durée de la mémoire des lieux chez la Fourmi. Arch. de Psychol., XII, 1912. p. 122.

35. *—, Über den Gebrauch des Ausdruckes »tropisch« und über den Charakter der Richtungskraft bei den Ameisen. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 147, 1912, S. 215.

36. *—, Observation de Fourmis recruteuses de l'espèce *Myrmecocystus (Cataglyphis) bicolor*. Bull. Inst. gén. Psychol., 1912, No. 1.

37. *—, Comparaison entre la prise d'une direction chez un Rat et chez une Fourmi. Ibid. 1912.

38. *—, Les Fourmis voient-elles des radiations solaires traversant les corps opaques? Ibid. 1912.

39. *—, L'illusion de l'entraide chez la Fourmi. Rev. des Idées, Déc. 1912.

40. *—, Divergences d'interprétation à propos de l'orientation chez la Fourmi. Rev. Suisse de Zool. 21, 1913, p. 795.

41. *—, Transport de Fourmis d'un milieu dans un autre. Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord, V, Nov. 1913.

42. *—, Les explorations et les voyages des Fourmis. Paris, Flammarion, 1913.

43. *—, Les pistes de Fourmis. Nature 1913, p. 419.

44. Cyon, Ohrlabyrinth, Raumsinn und Orientierung. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 79, 1900, p. 243.

45. —, L'orientation chez le pigeon voyageur. Rev. Scient. 1900, I, p. 353.

46. Darwin, Perception in lower animals. Nature (London) VII, 1873, p. 360.

47. Duchatel, La faculté de direction chez le pigeon voyageur. Ann. de Psychol. Zoolog. I, 1902, p. 22.

48. Edinger, Bau der nervösen Zentralorgane I, 8. Aufl. 1911 (23. Vorl.: Zur Psychologie, S. 505).

49. *Ernst, Ch., Tierpsychologische Beobachtungen und Experimente. Arch. f. d. ges. Psychologie 1910.

50. *Ernst, Ch., Das Orientierungsvermögen der Ameisen. Zeitschr. f. angew. Psychologie, 1911, S. 281 (Sammelreferat).
51. *—, Kritische Untersuchungen über die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Arch. f. d. ges. Psychologie, Bd. 31, S. 38, 1914.
52. *Escherich, Die Ameise. Braunschweig, F. Vieweg, 1906 (Kap. X, Psychologie).
53. Exner, Über das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges. Sitz. Wien. Akad. Wiss. 1875, III.
54. —, Negative Versuchsergebnisse über das Orientierungsvermögen der Brieftauben. Sitz. Wiener Akad. Wiss. 1893, III, S. 318.
55. Fabre, I. H., Souvenirs Entomologiques 1879, 8me Ed. Paris, Délagrave.
*a) Les Fourmis rousses. IIme série, p. 134.
b) Les Ammophiles. I, 211.
c) Le retour au nid. I, 261.
d) Expérience sur les chalicodomes, I, 299.
e) Nouvelles recherches sur les chalicodomes, II, 99.
56. Ferton, Ch., Sur l'instinct des Hyménoptères. Bull. de l'Institut gèn. Psychol. 1906.
57. *Fielde. A., Experiments with Ants induced to swim. Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia 1913.
58. *Forel, A., Les Fourmis de la Suisse. Genève 1874.
59. *—, Les Fourmis percoivent-elles l'ultra-violet avec leurs yeux ou avec leur peau? Arch. Sc. Phys. Nat. Genève, I, 38, 1886, p. 600.
60. *—, Études Myrmécologiques. Ann. Soc. Ent. Belg. 30, 1886.
61. —, Vue et sens de la direction. Rev. de l'Hypnot., VII, 1893.
62. *—, Expériences et remarques critiques sur les sensations des Insectes. Como, Riv. di Sc. Biolog. Vol. II und III, 1900—1901.
63. *—, Ebauche sur les moeurs des Fourmis de l'Amérique du Nord. Ibid. Vol. II, 1900.
64. *Forel, A., u. Dufour, Über die Empfindlichkeit der Ameisen für Ultraviolett und Röntgensche Strahlen. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst. Bd. 17, S. 335.
65. *—, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten, mit einem Anhang über die Eigentümlichkeiten des Geruchssinnes bei jenen Tieren. 2. Aufl. München, Reinhardt, 1902.
66. *—, Nochmals Herr Bethe und die Insektenpsychologie. Biol. Centrabl. 23, 1903, S. 1.
67. *—, Das Sinnesleben der Insekten. München, Reinhardt, 1910. (Deutsch von M. Semon.)
68. —, Methoden und Sinn der vergleichenden Psychologie. Verh. int. Ges. f. med. Psychol. etc. III. Kongreß, Zürich, IX, 1912. Journ. f. Psychol. u. Neurol. Bd. 20, 1913, Ergänzungsheft 2, S. 190.
69. *de Gourmont, Rémy, Promenades philos. I. Le sens topographique chez les Fourmis. Rev. des Idées, Dez. 1909.
70. Hachet-Souplet, Le problème psychologique du pigeon voyageur. Ann. de Psych. Zool. II, 1902.
71. Hartmann, F., Die Orientierung. Leipzig (Vogel) 1902.
72. Hodge, The method of homing pigeons. Pop. Sc. Monthly 44, 1894.
73. *Huber, P., Recherches sur les moeurs des Fourmis indigènes. Genève 1910. (IIme Éd. 1863.)
74. *Janet, Note sur la production de sons chez les Fourmis, etc. Ann. Soc. Ent. France 1893.

75. Jennings, Contributions to the study of the behavior of lower organisms. Journ. of exp. Zool. II, 1905 u. III, 1906.

76. Kathriner, Versuche über die Art der Orientierung bei der Honigbiene. Biol. Centralbl. 1903, S. 646.

77. Kinnaman, Mental life of Rhesus monkeys. Amer. Journ. of Psychol. XIII, 1902, p. 180.

78. *Latreille, Historie naturelle des Fourmis. Paris, Ann. 10, Ier Vol., 1802—05.

79. *Lespès, Conférence sur les Fourmis. Rev. des Cours Scient. B, 1866, p. 257.

80. Loeb, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergl. Psychologie mit besonderer Berücksichtigung der wirbellosen Tiere. Leipzig 1899.

81. *Lubbock, I. (Lord Avebury), Ants, Bees and Wasps. (Ist Ed. 1881) 7th Ed. IInd Impr., London 1906.

82. Marchal, Le retour au nid chez le *Pompilus sericeus*. C. R. Soc. de Biol. 1900, p. 1113.

83. Marchand, Sur le retour au nid de *Bembex rostrata*. Bull. Soc. Sc. Nat. Ouest 1900, p. 247.

84. *Meißner, O., Das Orientierungsvermögen der Ameisen. — Zeitschr. f. wiss. Insektenbiol. IV, 1908, S. 344.

85. v. Monakow, C., Gehirnpathologie, 2. Aufl., Wien (Hölder) 1905.

86. Morgan, L., Introduction to comparative Psychology. London 1894.

87. Peckham, C. and E., On the instincts and habits of the solitary Wasps. Wisconsin Nat. Hist. 1893, p. 211.

88. *Piéron, H., Du rôle du sens musculaire dans l'orientation des Fourmis. Bull. Inst. gén. Psych. 1904, p. 168.

89. *—, Le problème de l'orientation envisagé chez les Fourmis. Scientia 1912, p. 217.

90. Reynaud, Théorie de l'instinct d'orientation. C. R. Acad. Sc. 125, 1897, p. 1191.

91. —, L'orientation chez les animaux. Rev. des deux Mondes, p. 380, 1898.

92. —, L'orientation chez les oiseaux. Bull. Inst. gén. Psychol. I, p. 218, 1902.

93. Rodenbach, Der belgische Brieftaubensport. Zeitschr. f. Brieftaubenkd., 1895, S. 134.

94. Romanes, Homing faculty of Hymenoptera. Nature (London) 1885, p. 630.

95. *Santschi F., Observations et remarques critiques sur le mécanisme de l'orientation chez les Fourmis. Rev. Suisse de Zool. 19, 1911, p. 303.

96. *—, Comment s'orientent les Fourmis. Rev. Suisse de Zoologie 21, p. 347, 1913.

97. *—, A propos de l'orientation virtuelle chez les Fourmis. Bull. Soc. hist. nat. Afrique du Nord V, p. 231, 1913.

98. *—, L'oeil composé considéré comme organe d'orientation chez la Fourmi. Rev. zool. Africaine III, p. 329, 1913.

98a. *—, Remarques nouvelles sur l'orientation des Fourmis. Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord p. 70, 1914.

99. Semon, R., Die Mneme. 2. Aufl., Leipzig (Engelmann) 1908.

100. —, Die mnemischen Empfindungen. Leipzig (Engelmann) 1909.

101. —, Der Reizbegriff. Biol. Centralbl. 30, 1910.

102. *Sharp, D., On Stridulation in Auts. Trans. Ent. Soc. London 1893, II, p. 199.

103. v. Stauffenberg, Über Seelenblindheit. Arbeiten aus dem hirnanatom. Institut in Zürich, VIII, 1914 (Bergmann, Wiesbaden).

104. *Szymanski, J. S., Ein Versuch, das Verhältnis zwischen modal verschiedenen Reizen in Zahlen auszudrücken. Arch. f. d. ges. Physiol. 138, 1911, S. 481.
105. Toussenel, Ornithologie passionnelle, 1853 (Cit. nach Claparède 17).
106. *Turner, C. H., The homing of Ants. Journ. of Compar. Neurol. and Psychol. (Chicago) 1907.
107. Verworn, Allgemeine Physiologie, 4. Aufl., Jena 1903.
108. *Viehmeyer, Beobachtungen über das Zurückfinden von Ameisen zu ihrem Nest. Ill. Zeitschr. f. Entom. 1900, S. 311.
109. Viguier, Le sens de l'orientation. Rev. Philos. XIV, 1882, p. 1.
110. *Wasmann, Zum Orientierungsvermögen der Ameisen. Allg. Zeitschr. f. Entom. 1901, S. 19.
111. *—, Eine neue Reflextheorie des Ameisenlebens. Biol. Centralbl. 1898, S. 577.
112. *—, Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. 2. Aufl., Stuttgart (Schweizerbardt-Nägele) 1909.
113. *Wheeler, W. M., Ants. New York 1910.
114. Yerkes, R. M., Habit Formation in the Crawfish. The Psych. Review, Harw. Psych. Studies 1913.
115. —, The Instincts, Habits and Reaction of the Frog. Ibid. 1903.
116. Yung, A propos du sens de l'orientation chez le chat. Rev. Scientif. 1898, I, p. 567.
117. —, Un sens mystérieux, le sens du retour. Semaine littér. (Genève) 1898.

Nachtrag.

(Im Texte nicht mehr berücksichtigt.)

118. Bonnier, P.. Le sens des attitudes. — Paris, Masson et Cie, 1914.
119. *Cornetz, V., Le cas élémentaire de la direction chez l'homme. — Bull. Soc. Géogr. d'Alger et de l'Afrique du Nord 4, 1913.
120. *—, Über die Rolle des Lichtes bei der Orientierung der Ameise. — Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie, S. 196. 1913.
121. *—, Opinions diverses à propos de l'orientation chez la Fourmi. — Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord X, Janv. 1914.
122. *—, A propos de l'orientation des Fourmis. — Rev. Zool. Africaine III, p. 399, 1914.
123. *—, Réponse aux remarques nouvelles de M. le Docteur Santschi. — Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord X, p. 123, 1914.
124. Szymanski, Versuche über den Richtungssinn beim Menschen. — Arch. f. d. ges. Physiologie, 1913.

Autorenregister.

Alix 21.
Avebury (Lord) s. Lubbock.
Bates 19.
Beer 33.
Belt 217.
Berthelot 20.
Bethe 3, **5** ff, 13, 16, **18** f., 20, 33, 36, 45, 59 ff., 69, 71, 73 ff., 83, 87, 95, **102** ff., **130** ff., 212, 213, 216.
Binet 33.
Bohn 33.
Bonnet **1**, 17, 79, 109, 214.
Bonnier, G. 19, 62.
Bonnier, P. 11, 62.
Bouvier 62.
v. Buttel 19, 45, 62.
Caustier 20.
Claparède 20, 44, 45, 74.
Cornetz **11** ff., 15, 16, 20, 22, 28, (29), **41** ff., 51, 55, 57, 66, 90, 112 f., 116, 121, 127, 131, 136, **139** ff., 144 ff., **153** ff., 164, 185 ff., 195, 198, 211, **213** ff.
Cyon 20.
Darwin 11, 18, 19, 20.
Duchâtel 20.
Dufour 49.
Edinger 34.
Ernst **16** f., 141.
Escherich 9, 109.
Exner 21, 48.
Fabre **2** f., 10, 13, 16, **18** ff., 45, 62, 120, 139.
Ferton 18.
Fielde **2**, 120, 139.
Forel **1** ff., 5, 8, **9** ff., 17, 19, 20, 27, 38, 42, 45 ff., 53, 58, 60, 62, 63, 69, 73 ff., 103, 109, 120 f., 138, 139, 151, 152, 156, 165, 192, 211, 213 f.
de Gourmont 50, 198.
Hachet-Souplet 21.
Hartmann 30.
Hodge 21.
Huber **1**, 109, 139.
Janet 12, 47.
Jennings 33.
Kathriner 19, 62.
Kingsley 44.
Kinnaman 21.
Latreille 1.
Lespès 1.
Loeb 32.
Lubbock (Lord Avebury) **3** ff., 10, 13, (15), 17, 49, (62), 71, 105, 114, 125, **130** ff., 137, 215, 216.
Marchal 220.
Marchand 62.
Meißner 220.
v. Monakow 23.
Morgan 11, 20, 85.
Müller 48.
Newton 44.
Parker 44.
Peckham 19, 62.
Piéron **10** f., 12, 13, 20, 29, 41 ff., 51, 107, 136, 211, 214.
Reynaud 11, 20, 21, 195.
Rodenbach 21.
Romanes 19, 62.
Santschi 2, 4, 12, **13** ff., 16, 17, 29, 30, 39, 42 f., 47, 49 ff., 55, 62, 68, 72, 75 f., 81, 104, 110, 112 ff., 115, 125, 131, 137, 140 ff., 150, 152, 164 f., 182 f., 184, 196, 211, 214 ff.
Semon **25** f., 27, 36, 40, 129.
Sharp 12, 47.
v. Stauffenberg 23 f.
Szymansky 41, 129, 190, 196.
Toussenel 20.
Turner **5**, 12, 137, 215.
Uexküll 33.
Verworn 32.
Viehmeyer 4, 10, 14, 137, 216.
Viguier 20.
Wasmann 1, 3, 5, **6** ff., 10, 17, 27, 33, 47, 60, 61, 69, 70, 71 ff., 85, 103, 109, 120, 121, 131, 139, 213, 216.
Wheeler 12, 47.
Yerkes 22.
Yung 19, 21, 62.

Sachregister.

Absoluter Richtungssinn s. Richtungssinn.
Affen 21.
Agnosie, optische 22 ff.
Akolute (Erregungs-)Phase 40, 157.
Alleeversuch von Ernst 17.
— von Lubbock 3, 17.
Amazonenameisen von Polyergus rufescens.
Ameisenstraßen: Definition 28; Fingerversuch auf — 1, 109; freie — 29; kanalisierte — 29; Orientierung auf — 10, 14, 53, 58, 75, **108** ff., 114, **139**, 212, 214; Spiegelversuch auf — 14; Transportexperimente auf — 110 f.
Analborsten, Spuraufzeichnung durch die 71.
Analogieschluß 38; subjektiver — 26.
Anhaltspunkte 39, 43, 64, 209; Fernorientierung ohne äußere — 64, 142; intermediäre — 39; topographische — 107; visuelle — 21.
Anpassung, plastische 27.
Antennen der Ameisen 46; Amputation der — 10, 109; Orientierung bei Behinderung im freien Gebrauch der — 2, 70, 120.
Antennen der Bienen 19.
Antennengeruchssinn s. Geruchssinn, topochemischer.
Apolare Fährte s. Fährte.
Artgedächtnis s. Instinkt.
Assoziation 26; kombinierte — 193, 196; primäre — disparater Sinneseindrücke 9; sukzessive — 39 f., 210; synchrone — 36.
Assoziationsgesetz, synchrones (Semon) 36.
Assoziationsvermögen der Ameisen 6, 74.
Assoziatives Gedächtnis s. Gedächtnis.
Ausgehreflex (Bethe) 6.
Automatismus, mnemischer 24; primärer (hereditärer) — **27**, 28, 38, 210; sekundärer (plastischer) — 24, **28**, 120, 210.
Axotropismus 30.

Bahn, vorgezeichnete s. kanalisierte Orientierung.
Bahnung (von Reflexen) 33.
Bakterien 32.
Baraesthesie (s. auch Schweresinn) 197.
Bekannte Punkte (Cornetz) 12, 156 f., 188; — Fährte s. Fährte.
Bekanntheitsempfindung 169 f.
Beleuchtung: bipolare — **68**, 75, 82, 85, 86 ff., 108, 134, 199 ff., 213, (Versagen der Orientierung bei — 200, 215); diffuse — 58, 68, 112 f.; stabile — 4; unipolare — 199, 208.
Bewegungskomplexe: einphasige — 33, 210; mehrphasige — 33, 210.
Bewegungssinn 50.
Bewegungsvorstellung 23.
Bewußtsein 26.
Bienen: Antennen der — 19; Orientierung der — 6, 18, (direkte plastische — 38), 45, 62 f.; Orientierungsflug 19; Ortsgedächtnis 19.
Bipolare Beleuchtung s. Beleuchtung.
Bleistiftversuch (Lubbock) 3.
Blendungsversuche an Ameisen nach Forel 10, 192 f.
Blinde Ameisen 14, 150 ff., 214, 215.
— Brieftauben s. Brieftauben.
— Menschen 22 ff., 51.
Bonnetscher Versuch s. Fingerversuch.
Borstenhaare als Vermittler des Drucksinnes 47, 211.
Brieftauben: blinde — 21; Orientierung der — 11, **19** f., 44; Orientierungsflug 21; Ortsgedächtnis 20.
Brutfährten 78, 96, 108.
Brutgeruch auf Fährten 78, 105.

Camponotinen 48, 195.
Camponotus 72, 158.
— liguiperdus 145.
— maculatus barbaricus 165.
Cataglyphis 112, 121, 155, 156, 195.
Cerceris 19.
Chalicodoma 3, 18.
Chemoreflex (Bethe) 69, 103, 131.
Chemotropismus 31.
Chordotonale Organe 47.
Cornea des Insektenauges s. Insektenaugen.
Cornetzsche Regel s. Konstanzregel; — Transportversuche s. Transportversuche auf Einzelwanderung.

Deckelversuch (Cornetz) 113.
Deckung, homologe 129f.
Deportierte Ameisen 149.
Deutlichkeit des Netzhautbildes der Insekten s. Insektenaugen.
Diagonallauf 187, 189, 190, 195; Nichtzustandekommen nach Firnissen der Augen 193f., 196; verspäteter — 189.
Differenzierte Engramme s. Einzelengramme.
Differenzierte topochemische Orientierung s. topochemische O.
Diffuse Beleuchtung s. Beleuchtung.
Direkte Orientierung 18, **32**ff., 210; — auf Grund von Instinktautomatismen 34ff., 210; — auf Grund plastischer Engramme 37, 210; — auf Grund von Reflexautomatismen 33f., 210; — auf Grund von Tropismen 33f, 210; biologische Bedeutung der — 43; Übergänge zur indirekten Orientierung 37.
Diskontinuierliches Ortsgedächtnis s. Ortsgedächtnis.
Distanz-Tastsinn 22.
Drehbrückenversuch 3, 94.
Drehkartonversuch (Santschi) 15, 125.
Drehreflex (Bethe) 130ff.
Drehscheibenversuch Bethes 131ff.; Bruns 132ff., Lubbocks 3f., 125.
Drehteppichversuch 125.
Drehungsreaktion (Bethe) 130ff., 216; nachträgliche — 134.
Drehungsrichtung, Wahrnehmung der 42f., 128, 129f.
Drehungssinn: aktiver — 50f.; passiver — 51, 216.
Drehungsversuche: — Bethes mit Ameisen **5**f., 11, 69f., **130**f., **134**ff., mit Bienen 18; — Bruns mit Ameisen 125, 127ff., 132 ff.; — Cornetz'. Transportversuche nach Cornetz; — Ernsts mit Ameisen 16; — Fabres mit Chalicodoma 18; — Lubbocks mit Ameisen **4**, 15, 17, 105, 130ff., 135f.; — Santschis mit Ameisen 15; — Viehmeyers mit Ameisen 14; — Wasmanns mit Ameisen 8.
Drucksinn 47, 211.
Durchgangsstrecken (Definition 28); Orientierung auf — 29, 57, **116**ff., 136ff., 139, 192, 214.
Dynamische Orientierung 30, **31**, 32, 209f.

Echtes Ortsgedächtnis s. Ortsgedächtnis.
Eciton 2, 150, 152.
Eindeutige Richtungsbestimmung s. Richtungsbestimmung.
Einphasige Engramm- (Orientierungs-) komplexe; s. Engrammkomplexe, globale.
Einstellungsbewegungen, reflektorische 30, 209.
Einzelengramme 114, 165, 175, 212; kinaesthetische — 59; sukzessiv assoziierte — 34, 61f., 115, 216; topische — 158, 183. 216; topochemische — 58, 64, 74f., 114, 138f., 158, 175, 213, 216; visuelle — 62, 114, 129f., 137, 156, 183, 196, 214, 216.
Einzelfazetten 14.
Einzelorientierung s. Einzelwanderung.
Einzelwanderung: (Definition 29, 142); Cornetzsche Regeln der — 12f., 142, 153, 214; Orientierung auf — 11ff., 115, 139—208, 213, 214f. (Des orientierung durch Ablenkung 146, 148, durch Hindernisse 145, 146).
Ekphorie 26; — alter Engrammschichten 169; divergente — 136; innere (reinmnemische) — 42; polar ungleichwertige — 61; Störung der — bei Seelenblindheit 23; sukzessive — 62f., 170, 216.
Empfindungsdifferential 138f.
Energetische Situation 27, 92; innere — 106, Engramme 26; differenzierte — s. Einzel-

engramme; ekphorische Reizwirkung der — 42; globale — 94, 107, 154; globale sukzessiv assoziierte — 42, 61; globale topische — 214; hereditäre — 35; homophone — 39, 170, 211; individuelle (plastische) — 35, 43, 44, 54f., 61, 63, 210; intermediäre — 39; kinaesthetische — 22ff., 31, 56, 58f., 85, 208; podometrische — s. Muskelengramm; propriozeptive — 30; sinnliche Lokalisation der — 14, 26; statische — 42; sukzessiv assoziierte — s. Engrammsukzessionen; topische — 53, 162; topochemische — 10, 58, 63—64, 73, 74, 214; topographische — 184; visuelle — 22, 73, 139, 184; zeitliche Lokalisation der — 170.

Engrammkomplexe 26, 35; aktuelle — 36; differenzierte topochemische — 64, 138, 197; einphasige (globale) — 54; globale kinaesthetische — 175; globale topochemische — 58, 138, 140; hereditäre — 27, 34ff., 44; individuelle (plastische) — 28, 35, 37, 55; intermediäre — 40; kinaesthetische — 68, 197; kombiniert assoziierte — 197; mehrphasige — 27; topisch-kinaesthetische — 22, 129f., 196; topographische — 68; visuelle — 23, 140, 175, 197.

Engrammschatz, individueller: — der Ameisen 45, 139, 142, 158; — der Bienen 63.

Engrammsukzessionen: akustische — 22; hereditäre — 36, 37, 210; kinaesthetische — 24; kortikale optische — 24; Reversibilität richtunganzeigender — 40f., 211; subkortikale optische — 22; topisch-kinaesthetische — 22, 196; topochemische — 63.

Engrammtheorie s. Mnemetheorie.

Engraphie, mnemische 32, 45; — allgemeiner topographischer Komplexe 175; — auf Einzelwanderung 162; — indirekter Orientierungskomplexe 52f.; individuelle (plastische) — 35, 43, 44; kinaesthetische — 136; — komplexer optischer Bilder 49; visuelle — 22; sukzessive —, von Geruchsformen 53, 213.

Erdmagnetismus, Orientierung nach dem 20, 53.

Erinnerungsbilder = Engramme.

Ermüdungssinn 50, 51, 175, 192. 211.

Erregung, mnemische 36, 39, 40, 130, 210.

Erregungsgefälle 61.

Erstreise 61, 139ff.; mnemischer Ablauf einer indirekten — 40.

Experiment des Puppenabholens 65, 66, 74, 127.

— des seitlichen Transportes s. Transportversuche nach Piéron.

Experimentiertisch **66**, 84, 132, 151, 198ff.

Exterozeptive Orientierung s. dynamische Orientierung.

— Sinne (s. auch relationeller Sinn) 30, 209.

Exzentrische Kurve (Santschi) (Definition **29**); 123, 125, 128, 160, 163, 166, 168, 173, 190, 191, 194, 199, 202, 203.

Fährte (Definition 28); apolare — 105; »bekannte« — 89, 90; freie — 29; kanalisierte — 29; neutrale — 96; topisch kanalisierte — 29, 78, 92, 214; »unbekannte« — 86ff., 213.

Facettenaugen 14, 16, 45, 48; Firnissen der — nach Forel 10, 109, 192.

Fernemanationen 44.

Ferngeruchssinn 46.

Fernorientierung: — der Ameisen 45, 52, 211 (— blinder Ameisen 150ff.); direkte — 18, 44; einphasige (globale) — 54; indirekte — 45, 52, 211.

Fernpunkt des Insektenauges s. Insektenaugen.

Fernreise, polygonale 195.

Fingerversuch nach Bonnet 1; — auf Ameisenstraßen 1, 109; — auf Einzelwanderung 146, 152; — auf topisch kanalisierter Fährte 78f., 214; — bei Solenopsis 152.

Fixierversuch 176ff., 215; — bei höheren Ameisen 180ff.; — bei niederen Ameisen 176ff., 182.

Flächenförmige Orientierung 53.

Flüchtigkeit von Geruchsspuren s. Geruchsspuren.

Flußkrebs 22.

Formica 5, 8, 10, 49, 116, 121, 136, 139, 158, 175, 195f., 214.

— cinerea 120.

Formica fusca 1, 120.
— gagates 141.
— pratensis 5, 10, 47, 109, 110, 141.
— rufa 1, 2, 10, 28, 47, 48, 58, 68, 109, 115, 120, 122ff., 132ff., 137, 141, 148f., 163, 166ff., 175, 184, 198ff.
— rufibarbis 8, 120.
— sanguinea 8, 116ff., 120, 121, 127f., 141, 149, 153, 163, 170ff., 175, 180ff., 183, 184ff., 195, 196.
Forschungsfläche 12, 143, 145f., 153, 154; — am Anfang der Hinreise 145, 155.
Fourmis rousses (Fabre) 2.
Freie Fährte s. Fährte.
Freie Orientierung 53, 212; — topochemische s. topochemische Orientierung.
Frosch, Orientierung beim 22, 34.
Fühler s. Antennen.
Fühlersprache 48, 85.
Fühlersinn der Ameisen s. Geruchssinn, topochemischer.
Fußspur der Ameisen 71ff.
Fußspuren: Orientierung nach visuellen — 53; nach topochemischen s. Fußspurentheorie.
Fußspurentheorie (Wasmann) 8, 17, 70ff., 75, 213.
Futterfährten 78, 96, 108.
Futtergeruch auf Fährten 8, 71, 213.

Ganzphasige Reversion s. Reversion.
Geblendete Ameisen s. Blendungsversuche.
Gedächtnis: assoziatives — 33; kinaesthetisches — s. Muskelgedächtnis; sinnliches — 6; topochemisches — s. Ortsgedächtnis, topochemisches; visuelles — s. Ortsgedächtnis, visuelles.
Gefährten, Orientierung an 85.
Gehörsinn der Insekten 47.
Gehspur (von Lasius fuliginosus) 72.
Geländerversuch 92ff.
Gelenksinn 30, 51.
Geotropismus 30.
Geruchsengramme, lokalisierte 46.
Geruchsfährten (s. auch Fährte): Alter der — 96; Orientierung auf — 5ff., 13, 53, 58f., 63, 69ff., 76ff., 109, 139, 151, 212, 213f.
Geruchsformen 8, 9, 53, 61, 70f., 213.
Geruchsnetz 12, 157f., 175; — bei Solenopsis 152, 183.
Geruchspfad 9, 28.
Geruchsspur 1, 2, 5, 12, 28, 29, 58, 140; aktive Markierung der — 13, 72, 81, 104, 152; Fehlen der — auf Durchgangsstrecken 136; Fehler der — auf Einzelwanderung 12, 153, 162, Flüchtigkeit der — 79, 81, 108; Richtungsunterscheidung auf — s. Richtungsbestimmung.
Geruchssinn 17, 46, 114, 121; — auf Ameisenstraßen 109; relationeller — (Forel) 9; topochemischer — (Forel) 9f., 17, 46, 64, 74, 211.
Gesetz der sinnlichen Reversion 55; — der sukzessiven Assoziation 39; — der sukzessiven Ekphorie 61, 170; — der synchronen Assoziation s. Assoziationsgesetz.
Gesichtsbilder (Orientierung nach) s. visuelle Orientierung.
Gesichtsengramme, assoziierte 165, 171, 186, 189.
Gesichtsfeld, peripheres 22.
Gesichtssinn 1, 3, 8, 10, 15, 17, 211; — der Ameisen 48f., 63, 120f., 153, 195; — der Brieftauben 20.
Gesichtsvorstellungen 23.
Gewohnheiten 28; rasche Bildung von — 119.
Glasröhrenversuch: — von Wasmann 8f.; — von Brun 79f., 81.
Gleichgewichtssinn, kinaesthetischer 157.
Gliedbewegungen s. Orientierungsbewegungen.
Globale Engramm-(komplexe) s. Engramm-(komplexe).
Globale Orientierung 54ff.; — kinaesthetische, topochemische Orientierung usw. s. kinaesthetische, topochemische Orientierung usw.
Globale Polarisation s. Polarisation.
Gourmontsche Kurve 198.
Graphische Methode von Cornetz 66.

Handlung (Definition) 27; zweckmäßige — 28.
Hauptrichtung 12, 143ff., 153f.; Fehlen einer — bei blinden Ameisen 151.

Haustiere 21.
Heerstraßen s. Ameisenstraßen.
Heimkehrbestreben 153.
Heimkehrreflex (Bethe) 6, 7.
Heliotropismus 30.
Hereditäre Engramm-(komplexe) s. Engramm-(komplexe); — Mneme s. Mneme; — —s Ortsgedächtnis s. Ortsgedächtnis.
Hilfskonstanten der Orientierung 15, 47, 50, 56, 208, 211; — auf Ameisenstraßen 109; — auf Geruchsfährten 76 ff. 107.
Hinreise (Definition) 29; 12 f., 14; aktuelle — 164, 165.
Hinspur 6, 7, 12, 40, 70 f., 73, 140, 151 f., 153.
Homing-Instinkt 13.
Homologe Deckung s. Deckung.
Homophone Engramme, Reize usw. s. Engramme, Reize usw.
Homophonie, mnemische 26, 36, 38 ff., 52, 130, 138, 169 f.; identifizierende — 39, 41, 211.
Honigbiene s. Bienen.
Honigspur 86, 89, 95, 97; Polarisationsphänomen auf — 102; Spurdrehungsexperimente auf — 97 f.
Honiggeruch auf Fährten 104 f.
Hunde 21.
Hutschachtelversuch (Lubbock) 4, 131, 215.
Hymenopteren, fliegende (Orientierung der) 18, 44, 62 f., 216.

Jagdhunde 5.

Identifikation: primäre — 23; sekundäre — 23, 39, 41, 44, 138.
Identität, neuropsychische (Forel) 26.
Indifferenzzustand 36.
Indirekte Orientierung 32, 37, 38 ff., 52, 210 (Ableitung aus der direkten Orientierung 37, 40; biologische Bedeutung der — 43 f.); — auf Grund differenzierter Komplexe 61 ff.; — auf Grund globaler Komplexe 53 ff.; Zustandekommen der — 39, 41.
Individualgedächtnis 26.
Individuelle Engramme, Mneme usw. s. Engramme, Mneme usw.
Infraluminöse Strahlen 20, 45.
Innerer Richtungssinn s. Richtungssinn, absoluter.
Insekten, Orientierung bei 18, 32.
Insektenaugen, Bau der 14, 48.
Instinkt 26, 27 (Definition).
Instinktautomatismus 33, 34 ff., 37, 210.
Instinkthandlung 27.
Instinkthemmung 35.
Instinktives Richtungsbild s. Richtungsbild.
Intermediäre Engramme, Reize usw. s. Engramme, Reize usw.
Intervalle, refraktäre 34.

Kanalisation: — des Anfangslaufes 127 ff., 136; doppelseitige — 109; eindeutige — 79; einseitige topische — 214; globale — 64, 145.
Kanalisierte Orientierung 53, 57, 63, 127 ff., 212; doppelseitig — 53; einseitig — 57, 62, 212.
Kardinalpunkte, Kenntnis der 20, 42, 43.
Kardinalrichtung, Wahrnehmung der 42.
Katzen 21.
Kerzenversuch s. Lichtumstellungsversuche.
Kesselversuch (Santschi) 15, 215.
Kinaesthesie 50, 51, 56.
Kinaesthetische Engramme s. Engramme; —s Gedächtnis s. Muskelgedächtnis; —r Gleichgewichtssinn s. Gleichgewichtssinn.
Kinaesthetische Orientierung 22, 24, 56, 113, 120 f.; globale — 197; — nach dem Drehungswinkel 51, 59; — nach der Schwerkraft 50, 56, 197 ff. (virtuellle — 56, 199—207, 216); topische — 21.
Körnergeruch auf Fährten 105.
Kolonie (Definition) 28.
Kombinierte Orientierung 52, 61.
Kompaß, Orientierung nach dem 53, 212.
Komplexe s. Engramm- bzw. Orientierungs- bzw. Reizkomplexe.
Kompromiß, mnemischer 129, 197.
Konstanzregel (Cornetz) 12, 42, 55, 124, 153, 155, 214.
Kontaktgeruchssinn s. Geruchssinn, topochemischer.
Konzentrische Kurve s. Turnersche Kurve.
Koordination, statische 30.
Koordinierte Nebenfaktoren s. Hilfskonstanten.

Korrektur: zeitliche — der Lichtorientierung (Santschi) 16, 183; — seitlicher Abweichungen in Nestnähe 157 f., 197.
Korrespondierende Engramme (Reize) s. Engramme (Reize) homophone.
Korrespondierende Punkte (Sinnesflächen) s. Reversion auf korrespondierende —.
Kraft, unbekannte (Bethe) 6, 13, 16, 18 ff., 45, 213.
Kraftsinn 50.
Kundschafter (bei Polyergus) 2.
Kurven: Aufzeichnung nach Cornetz 66; exzentrische — s. exzentrische Kurve; Gourmontsche — 198; konzentrische — s. Turnersche —.

Labyrinth, Orientierung in einem 53.
Labyrinthsinn s. Vestibularsinn.
Labyrinthversuche 21, 22.
Längenengramm s. Muskelengramm, podometrisches.
Lagesinn 11, 50.
Larvenabholen aus der Mitte der Fährte bei bipolarer Beleuchtung 91.
Larvenfährten 88, 90 ff., 95, 100 ff., 105; Apolarität der — 105; Spurdrehungsexperimente auf — 100 ff., 114, 133.
Larvengeruch auf Fährten 105, 114.
Lasius 49, 59, 78, 81, 120, 141, 158, 174.
— emarginatus 78.
— fuliginosus 10, 76 ff., 82 ff., 114, 133 f., 139, 165.
— niger 3, 5, 17, 79 ff., 83, 133 f., 148, 153, 163, 176 ff., 194, 197.
Lepidopteren 18.
Lichtengramm (lokalisiertes reversibles) 62, 115, 129 f., 137, 165, 175, 214; ungenaue Reversion nach Zwangslauf 197.
Lichtkompaßsinn 14, 17, 49.
Lichtkompaßtheorie (Santschi) 18, 112, 150, 184, 215.
Lichtquelle: Lokalisation der — im Fazettenauge s. Lokalisation; Orientierung nach der — 4, 8, 14 ff., 17, 49, 53, 54, 77, 114, 121, 137, 183, 197, 212, 214, 216; stabile — 50, 208.
Lichtorientierung (s. auch Lichtquelle) 4, 15, 16, 54 f., 62, 75, 79, 108, 115, 214; — auf Ameisenstraßen 114; — auf Durchgangsstrecken 121, 137; — auf Geruchsfährten 77; — bei höheren Ameisen 184; — beim Zwangslauf 197; einphasige — 54 f, 56; experimenteller Ausschluß der — 68, 75; — in einer Richtung s. einphasige —; — in zwei Richtungen 62; Überwiegen der — über die kinaethestische bei unipolarer Beleuchtung 208; zeitliche Korrektur der — (Santschi) 16, 183.
Lichtrichtung, Feststellung der nach Cornetz 112.
Lichtsinn, allgemeiner 15, 49, 68, 113.
Lichtumstellungsversuche 215; — von Brun 125; — von Lubbock 4, 133 ff., — von Turner 5.
Lichtzonentheorie (Santschi) 16.
Lobi optici der Vögel 20.
Loi du contre-pied (Reynaud) 11, 20, 21, 195.
Lokalgedächtnis s. Ortsgedächtnis.
Lokalgesichtsbilder: bei Ameisen 156, 158; bei Pompilus 3, 18.
Lokalisation: — der Engramme s. Engramme; räumliche — der Reize 31; sinnliche — der Reize: (sinnlich asymmetrische 55 f., 59, — symmetrische 57 f., — diffuse 57 f.); — der Gehspur 72; — der Geruchsspur 69; — der Lichtquelle 14, 49, 111, 196 f., — nach der Körperhälfte 57.
Lokomotion, orientierte 31; reflektorische — 33.
Lokomotorische Orientierung s. dynamische O.
Luftspur der Bienen (Bethe) 9.
Luftvibrationssinn s. Vibrationssinn.
Luftwiderstand (Wahrnehmung des) 50.

Macacus 21 f.
Magnetismushypothese (Viguier) 20, 45.
Magnetversuche: Bethes an Bienen 19; Fabres an Chalicodoma 18.
Marschgeschwindigkeit, Abnahme der auf steilem Terrain 2, 50.
Massenorientierung 139.
Mauerbienen s. Chalicodoma.
Mechanismus: hereditärer — 44, 54, 210; plastischer (sekundärer) 33, 210; unbewußter 23; vorgebildeter 33, 209.

Mehrphasige Bewegungs-, Engrammkomplexe s. Bewegungs-, Engrammkomplexe.
Mensch, Orientierung beim 21, 22 ff., 32, 56.
Messor (barbarus) 14, 57, 105, 110, 164.
Methode der bipolaren Beleuchtung 68, 75; graphische — von Cornetz 66.
Mikroorganismen 31, 32.
Mitteilungsvermögen der Ameisen 85.
Mneme: hereditäre 33, 34; individuelle — 26, 33, 61, 214; (vergleichende Physiologie der — 26).
Mnemetheorie (Semon) 26, 140.
Mnemische Automatismen, Erregungen, Reize s. Automatismen, Erregung, Reize.
Mnemischer Versuch 76, 83, 85, 86 ff., 108, 213; — auf einseitig kanalisierter Fährte 92 ff., 214.
Mnemotropismus 41.
Mücken 34.
Musivisches Sehen s. Sehen.
Muskelengramm, podometrisches 107, 190, 193, 196.
Muskelgedächtnis 11, 121.
Muskelsinn 13, 30, 36, 50, 64, 192, 211.
Myrmecocystus s. Cataglyphis.
Myrmica 5, 49, 154 f., 158 ff., 174, 196. — laevinodis 143 ff., 146 ff., 159 ff., 194.
Myrmicinen 47.

Nachahmungstrieb 85.
Nächtliche Orientierung der Ameisen 49 f.
Nasalsinn (Cyon) 20.
Nebenfaktoren, koordinierte s. Hilfskonstanten.
Nebenzonen, leuchtende 16.
Neigungswinkel, Orientierung nach dem s. Schwerkraft, Orientierung nach der.
Nest: Definition 28; direkte Fernperzeption des — bei Ameisen 52, 211; Orientierung in der Nähe des — 12, 153 ff.
Nestgeruch auf Fährten 8, 70, 71, 73, 104 f., 213 f.
Nestmagnetismus 10.
Netzhautbild der Insekten s. Insektenaugen.
Neutrale Fährte s. Fährte.

Ocellen 49; ocellenlose Ameisen 164.
Ommatidien 16, 48.
Optische Täuschungen, s. Täuschungen.
Orientierung[1]: Definition 29; Versagen der — bei bipolarer Beleuchtung im Dunkelzelt auf horizontaler Ebene 200, 215.
Orientierungsbewegungen: Auslösung der — durch Ekphorie eines Zielengramms 41, 210; — einzelner Glieder 31; reflektorische — der Augen 22.
Orientierungsflug: — bei Bienen s. Bienen; — bei Brieftauben s. Brieftauben; — bei Hymenopteren 19.
Orientierungshalte 2.
Orientierungskomplexe (= Orientierungsreizkomplexe + homophone Engrammkomplexe): apolare — 60; differenzierte — 53, 142, 212; globale (einphasige) — 53 ff., 94, 109, 114, 115, 142, 211 f. (globale asymmetrisch lokalisierte — 55 ff., 59, 212; — diffus und symmetrisch lokalisierte — 57 f., 212, — quantitativ polare — 60, — sukzessiv assoziierte — 62, — topische — 115, 175, — topochemische — 58, 69, 115, — topochemisch-visuelle — 58, 109, — visuelle 64, 115); hereditäre — s. Engrammkomplexe, hereditäre; intermediäre — 54; mnemische — s. Engrammkomplexe; stabile — 140; visuelle — 63, 137 f., 184.
Orientierungsreisen bei Ameisen 139 f., 142.
Orientierungsstörung: — bei Puppenträgern 77; — bei Rindenblindheit 22; — bei Seelenblindheit 23; — durch Verlust des Lichtkompasses 144; — im geschlossenen Apparat nach Drehung 127; — nach seitlichem Transport 124.
Orientierungsvermögen 29, 30, 209; — blinder Ameisen 150 ff.; lokomotorisches — 32.
Orientierungszentren, subkortikale; beim Menschen 23, bei Vögeln 20.
Originalreiz 36; tropischer — 39.
Ortsengramme: differenzierte — 43, 51,

[1]) Um einen Monstreartikel »Orientierung« zu vermeiden, sind die verschiedenen Formen der Orientierung jeweilen unter den betreffenden Adjektivstichwörtern angeführt.

142, 165, 166; sukzessiv assoziierte — 63, 156f.; topochemische — 183; visuelle — 183.
Ortsgedächtnis: diskontinuierliches lokales — 12, 156, 195; echtes — 170, 175, 197, 212, 216; hereditäres — 44; topochemisches — 15, 34, 121, 139; visuelles — 20, 74 (visuelles — bei Ameisen 3, 12, 15, bei Bienen 19, bei Brieftauben 20, bei Chalicodoma 13, bei Osmia 18, bei Pompilus 3, 18).
Osmia rufohirta 18.
Otolithen s. Statolithen.

Papierversuch (Fabre) 2, 119.
Pflanzen, statische Orientierung der 30.
Phase, akolute s. akolute Phase.
Phasische Reversion s. Reversion.
Phasogene Ekphorie s. Ekphorie.
Pheidole pallidula 198.
Physiologie, vergleichende, der individuellen Mneme 26.
Piéron-Cornetzsche Kurve 161.
—sches Phänomen s. Podometerphänomen.
Piéronscher Versuch s. Transportversuch nach Piéron.
Plastische Anpassung s. Anpassung.
— Engramme (komplexe) s. Engramme (komplexe).
— Fähigkeiten der Ameisen 216.
Plastizismus 28, 115.
Plastizität der Instinkte 35;
— der Reflexe 34.
Plattformversuch (Turner) 5.
Podometerphänomen (Piéron) 174, 192.
Podometersinn 11, 20, 51, 184, 211.
Podometrisches Engramm s. Muskelengramm, podometrisches.
Polarisation der Ameisenspur (Bethe) 6f., 59f., 96, 108, 213; globale — 60f., 104, 108, 212; quantitative — 60, 104, 108; topochemische — 75; visuelle — 59.
Polarisationshypothese (Bethe) 6, 61, 81, 94, 131.
Polarisationsphänomen (Bethe) 9, 17, 59, 69ff., 95, 108, 212, 213; Abhängigkeit von der Länge des Drehstückes 103, 104, 214; Abhängigkeit von der Reiserichtung 102f., 106; Abhängigkeit von der Entfernung vom Nest 102, 104, 106, 214; Analyse des — 83ff; Erklärung des — nach Brun 103ff., 215, nach Forel 73f., 213, nach Wasmann 70ff., 213; Kritik des — 69ff., 103f.; — negativ in Lubbocks Versuchen 4, 71, 105, 131; — positiv auf Honigspuren 102; — stärker nach Spurvertauschung als nach bloßer Drehung 102, 104.
Polarität gedrehter Spuren 7, 96, 101, 131f., 135.
Polarstern, Orientierung nach dem 16.
Polwinkel, Wahrnehmung des 20.
Polyergus rufescens 1—3, 10, 120, 139.
Polygonaler Zwangslauf s. Zwangslauf.
Polygonschluß, direkter: nach Zwangslauf 185, 187, 190, 195; spontaner — 12, 195,
Pompilus 3, 18, 19.
Ponera contracta 150.
Pratensisversuch (Forel) 5, 75.
Primärer Automatismus s. Automatismus; primäre Identifikation s. Identifikation.
Propriozeptive Enpramme s. Engramme.
— Orientierung 30, 209.
— Reize 30, 209.
— Sinnesapparate 30.
Protozoen 32.
Pseudoplastizismus 34.
Pseudopolarisation 60.
Psychologie, vergleichende 26; introspektive — 26.
Puppenabholen, Experiment des s. Experiment.

Raumorientierung s. Orientierung.
Reaktion, motorische, als Ausdruck erfolgter Engraphie 26.
Recherche concentrique s. Turnersche Kurve;
— excentrique s. exzentrische Kurve.
Reelle Orientierung 41, 54.
Reflex 27.
Reflexautomatismus 33f., 37, 210.
Reflexbahnung 33.
Reflexhemmung 34.
Reflexmneme 34.
Reflexorientierung 33f., 210.
Reflextheorie (Bethe) 6, 87.

Refraktäre Intervalle 34.
Reiteration 52, 53, 61, 138.
Reizbeantwortung: primäre 30, 31; tropische 33.
Reize: adäquate — 33, 210; aktuelle — 33, 36, 42; exterozeptive — 31; globale — 54; intermediäre — 39ff., 52; mnemische — 26, 36, 39; primär tropische — 34—36, 210; propriozeptive — 30, 209; spezifische — 31, 34, 209; tropische — 33, 42; ubiquistische — 54; übermaximale — 31.
Reizkomplexe: aktuelle — 35, 36f., 41; asymmetrisch lokalisierte — 39, 55, 212; äußere — 42, 45; differenzierte — 53, 61ff.; homophone — 58, 62; intermediäre — 130, 210f.; originale (primäre) — 35, 37, 40; primär tropische — 35, 37; sekundäre — 39, 40, 42, 44; topochemische — 115, 175; visuelle — 115, 175.
Reizquelle: aktuelle — 32; äußere — 31, 209; direkte — 36; unendlich weit entfernte — 53.
Reizsuchung 36f., 210.
Reizwirkung, ekphorische 35, 42, 46.
»Rekruten«, Wegfinden der 13.
Relationeller Sinn 9, 30, 209.
— Geruchssinn s. Geruchssinn.
Reversibilität 41, 211.
Reversion 52ff.; einphasige (ganzphasige, phasische) — 54f., 58, 61; Gesetz der sinnlichen — 55; künstliche — 94, 175; rhythmische — 60; sinnliche — 55ff., 59, 68, 212 (sinnliche — auf korrespondierende bzw. reziproke Punkte 14, 55, 137, 214f., — der Ameisenfußspur 61f., — der Geruchsformen 71; — gleichförmiger globaler Komplexe 54, — kinaesthetischer Engramme 11, 56, 59, 136, 196, 197, 199, — von Streckenlängen 20, — von Winkeldrehungen 20, 59, 196, topische — 94); sukzessive (zeitliche) — 61, 170, 195.
Reversionsgesetz, sinnliches 55.
Reversionstheorie (Santschi) 55.
Reziproke Punkte (Sinnesflächen) s. Reversion auf —.
Richtung: absolute s. Richtungsachse; relative — 31, 54, 55, 57, 59, 61f., 69, 77, 94, 209; virtuelle — 41.
Richtungsachse 31.
Richtungsangabe, innere s. Richtungssinn, absoluter.
Richtungsbestimmung: — bei indirekter Orientierung 39; — durch bekannte Punkte 12, 156f.; eindeutige — 59, 61, 62 (eindeutige — auf Ameisenstraßen 59, 109, 115, auf Brutfährten 101, 104, 108, 114, auf Durchgangsstrecken 120, 139, auf Geruchsfährten 4, 69ff., 83, 87, 88, 92, 95, 107, 114, 212, auf Geruchsnetzen 152, — differenzierter Komplexe 61, 212, — durch kinaesthetische Engramme 59, — globaler Komplexe 54ff., 212); unmittelbare —; (auf Geruchsfährten 5, 7f., 9f., 69, 70f., 73ff., 83, 85, 87f., 91, 94, 107, 212ff.), zweideutige — 57, 58f., 69.
Richtungsbild, instinktives (Wasmann) 8, 121.
Richtungsengramme: absolute — 42, 43, 113; differenzierte — s. Einzelengramme, diff.; intermediäre — 41; innere (mnemische) Ekphorie der — 42; propriozeptive — 43; sekundäre (plastische) — 36f.; topisch-kinaesthetische — 130; visuelle — 139.
Richtungskraft, unbekannte 3, 18, 19.
Richtungsreize, intermediäre 39ff., 52.
Richtungssinn, absoluter (Cornetz) 13, 16, 42, 90, 92, 108, 112, 113, 127, 142, 156, 164, 208, 211, 215; spezifischer — 2.
Richtungszeichen s. Anhaltspunkte.
Rindenblindheit, Orientierung bei 22f.
Röntgenstrahlen, Unempfindlichkeit der Ameisen gegen 49.
Rotes Licht, Unempfindlichkeit der Ameisen gegen 49.
Rückkreise isoliert wandernder Ameisen, nach Cornetz 12f., 185ff.; — nach Santschi 14.
Rückspur 7, 70f., 73, 143.
Rückweg (Definition) 29.

Saharajäger 22.
Saisonwanderungen 44.
Salamander 34.

Sanguinea-Versuch Wasmanns 121.
Santschis Transportversuch s. Transportversuche auf Ameisenstraßen.
Säugetiere 21.
Schlangen 34.
Schmetterlinge s. Lepidopteren.
Schweresinn 50, 197, 211.
Schwerkraft, kinaesthetische Orientierung nach der 53, **56**, **197** ff., 216; virtuelle — 56, 199—207, 216; statische Einstellung nach der — 203.
Schwimmversuch von Fielde 2.
Sechster Sinn 45.
Seelenblindheit s. Agnosie, optische.
Sehen: deutliches — 48 f.; musivisches — 48.
Sehreflexe 23.
Sehwinkel 138.
Sehvermögen der Insekten 49.
Sekantenlauf 191, 195.
Sekundärer Automatismus s. Automatismus.
Sinnesorgane: — der Ameisen 45, 46 ff.; propriozeptive — 30, 209; statische — 30, 42, 51.
Skalarreize (Szymanski) 190.
Solenopsis fugax 150 ff.
— Lou 14, 152.
Sonne, Orientierung nach der 14, 176 ff., 182.
Sphex 19.
Spiegelversuch (Santschi) 14, 62, 76 ff., 215; — auf Geruchsfährten 76 ff., 114.
Spur, topochemische 63; visuelle 59.
Spurdrehungsphänomen s. Polarisationsphänomen.
Spurdrehungsversuche: von Bethe s. Drehungsversuche Bethes; — von Brun 82, 85 ff.
Spurgeruch, Flüchtigkeit des 83.
Spurrichtung, Erkennung der s. Richtungsbestimmung auf Geruchsfährten.
Spurvertauschung 6, 7, 70.
Spurwechselversuche 82, 95 ff.
Stabile Beleuchtung s. Beleuchtung; — Reize s. Reize.
Statische Apparate, — Engramme, — Koordination s. Sinnesorgane, Engramme, Koordination.
Statische Orientierung 30, 209.
Statolithenapparate 42.
Statolithensinn 51.
Sterne, Wahrnehmung der 16.
Stirnaugen s. Occellen.
Straßenbauinstinkt 108, 116.
Streckenengramm s. Muskelengramm, podometrisches.
Streckensinn s. Podometersinn.
Strichförmige Orientierung 53.
Stridulationsvermögen 12, 47 f., 157 f., 211; bei Camponotinen 48.
Subkortikale Orientierungszentren 20, 23.
Suchreflex (Bethe) 36.
Sukzessive Assoziation, — Engramme, — Wegmarken s. Assoziation, Engramme, Wegmarken usw.
Symmetrische Reizlokalisation s. Lokalisation.
Synchrone Assoziation s. Assoziation.

Tapinoma 5, 72, 81, 113.
Tasthaare 47.
Tastsinn: — der Ameisen 47; — der Blinden s. Distanz-Tastsinn.
Täuschungen, optische bei Seelenblindheit 23.
Telepathie 20.
Terminologie: mnemische — 25 ff.; physiologisch-biologische — 28 f.; psychologische — 25.
Terrain de parcours s. Durchgangsstrecke.
Terrainveränderungen, künstliche: — auf Durchgangsstrecken 116 ff.; — auf Einzelwanderung 146 ff.
Tetramorium 49.
— caespitum 146, 158.
Topische Engramme s. Engramme; — Kanalisation s. Kanalisation.
Topisch kanalisierte Fährte s. Fährte; — Heerstraße s. Ameisenstraße.
Topisch-kinaesthetische Engramme s. Engramme.
Topisch-kinaesthetische Orientierung 21.
Topisch-virtuelle Orientierung s. topographische Orientierung.
Topochemische Orientierung 63, 138; differenzierte (freie) — 63 f.; globale — 63.
Topochemischer Geruchssinn s. Geruchssinn.
Topochemisches Gedächtnis s. Ortsgedächtnis.
Topochemische Spur 63.
Topographische Orientierung 17, 53, 56 f.,

68, 212; globale — 56f.; virtuelle — 57, 94.
Transport: — auf Einzelwanderung 10, 174; — auf gleichartigen Boden 137; — auf gleichgerichtete Straßen 14f., 110; — auf verschiedengerichtete Straßen 110; — auf verschiedenen Boden 141, 169; — aus der Sonne in den Schatten 15, 112; seitlicher — s. Transportversuche nach Piéron; — vom Nest weg 13, 164ff.
Transportphänomen, Piéron-Cornetzsches 10f., 13, 15, 18, 29, 41, 42, 108, 141, 214f.; — negativ auf heterogenem Boden 141.
Transportrichtung, Wahrnehmung der 123, 124, 137f.
Transportversuche bei Ameisen: — auf Ameisenstraßen 14f., 110ff.; — auf Durchgangsstrecken 5, 75, 123 (Forels Versuch), 120 (Wasmanns Versuch), 122f. (Fabres — bei Polyergus 2); — auf Einzelwanderung 10ff., 13, 42f., 123, 158f., 174 (nach Cornetz 13, 43, nach Piéron 10f., 42, nach Wasmann 158); — auf Geruchsfährten 78.
Transportversuche bei Bienen 18f., — bei Brieftauben 21, — bei Chalicodoma 18.
Traversieren eines Abhanges 56, 197, 199, 206f., 208.
Tropismen 32f., 37, 210.
Tropismenlehre 32, 33, 42.
Turnersche Kurve (Definition 29), 12, 90, 143, 145, 147, 155f., 168, 172, 173, 178, 180, 183, 190f., 193, 204, 207; Kritik der — 155f.
Turners Lichtversuch s. Lichtumstellungsversuche.

Ubiquistische Reize 54.
Überschwemmung, künstliche 2, 117.
Ultraviolette Strahlen, Wahrnehmung der 49f.
Umkehrung, topische 162.
Unbekannte Fährte s. Fährte.
— Kraft s. Kraft.
—r Richtungssinn s. Richtungskraft.
Unbewußte Orientierung 24.
Ungleichwertigkeit, polare der Hin- und Rückspur 81.
Unipolare Beleuchtung s. Beleuchtung.
Unmittelbare Orientierung s. direkte Orientierung.
Unmittelbare Richtungsbestimmung s. Richtungsbestimmung.
Unregelmäßige Reisen 154.
Unterschiedsempfindlichkeit s. Empfindungsdifferential.
Untersuchungsmethoden 65.

Vektorreize (Szymanski) 129, 190.
Vergleichung, homophone s. Homophonie.
Vereinsamung, Gefühl der 57.
Vestibularsinn 30, 51.
Vibrationssinn 47, 214.
Virtuelle Orientierung (Santschi): (Definition 29); 13, 15, 17, 42, 53, 110f., 113, 125, 137, 159, 162f., 165, 174f., 189, 214f.; — als Reagens auf erfolgte Engraphie 208; — auf Ameisenstraßen 15, 110f.; — bei höheren Ameisen 175; — im Waldesschatten 111ff.; topographische — s. topographische Orientierung; Unmöglichkeit der — nach Transport vom Nest weg 165, 169, Ursache des vorzeitigen Aufgebens der — 175; Versagen der — bei blinden Ameisen 152f., 215; Versagen der — nach Transport 123f., 137, 141, 169, 175; visuell-topographische — 172, 175; kinaesthetische — 56, 199ff., 216.
Visuelle Anhaltspunkte, — Engramme usw. s. Anhaltspunkte, Engramme usw.
Visuelle Orientierung 14, 16, 24, 63, 64, 124, 215; — nach entfernten Objekten 14, 113, 121, 124.
Vividität (von Engrammen) 26, 166.
Vögel, Orientierung der 19ff.; plastische Fähigkeiten der — 20, 44.
Vorgezeichnete Bahn s. kanalisierte Orientierung.
Vorzeichen: der Orientierung s. Richtung, relative; — der Polarisation 6.

Wahrnehmung 45; globale — 58; visuelle — von Gegenständen neben dem Weg 3.
Wald, Orientierung im 111f.
Waldameise s. Formica rufa.

Wasmanns Glasröhrenversuch s. Gl.; — Sanguineaversuch 8, 121; — Transportversuch 120f., 158.
Wegbilder 114f.
Wegfinden der Rekruten s. Rekruten.
Wegmarken, sukzessive — 17; visuelle — 53.
Wegwespen s. Pompilus.
Wertigkeit, ekphorische s. Vividität.
Wettstreit, mnemischer 129.
Wiedererkennung s. Homophonie, mnemische.
Wiederherstellung unterbrochener Fährten 79, 80f. 108.
Windrichtung, Orientierung nach der: bei Ameisen 47, 53, 211; bei Vögeln 20.
Winkelbeschleunigung, Wahrnehmung der 42, 51.
Winkelengramme 20, 51, 59, 64, 189, 190, 193, 196.
Winkelsinn 20, 51, 184, 192, 215.
Winkelvorstellung 196f.
Winkelzwangslauf s. Zwangslauf in zwei Richtungen.
Wüstenameisen 47.

Zeitliche Korrektur s. Korrektur.
Zeitversuch s. Fixierversuch.
Zentrifugalkraft 52, 132, 136.
Zielbewegung 36.
Zielengramm 39ff., 44, 62, 210; — an sich nicht richtunganzeigend 41.
Zielgeruch 61, 73, 105.
Zugvögel 44.
Zweideutige Richtungsangabe s. Richtungsbestimmung.
Zwangslauf 182, 184; — auf große Distanz 189; — bei höheren Ameisen 185ff.; — bei niederen Ameisen 194, 196; bogenförmiger — 190—192; Desorientierung nach — 191; — in einer Richtung 185f., 192, 194; — in zwei Richtungen 187ff., 193ff.; — mit gefirnißten Augen 192f.; — mit nachfolgendem Transport 188; unregelmäßiger — 190ff. vielwinkliger — 190ff.

Kurze Anleitung zum wissenschaftlichen Sammeln und zum Konservieren von Tieren.

Von Prof. Dr. **Friedrich Dahl.** Dritte verbesserte und vermehrte Auflage. Mit 274 Abbildungen im Text. (IX, 147 S. gr. 8°.) 1914.

Preis: 4 Mark, geb. 4 Mark 80 Pf.

Inhalt: Kurzer geschichtlicher Überblick über die Fortschritte im Sammeln. — 1. **Die Orte, an den zu sammeln ist und die geeignete Zeit zum Sammeln.** Arten der Gewässer. Geländearten. Die Phytobiocönose. Die Zoobiocönose. Die Allobiocönose. — 2. **Die Geräte zum Erbeuten der Tiere und die Art der Anwendung derselben.** — 3. **Das Präparieren, Konservieren und Verpacken der Tiere.** — 4. **Kurze Übersicht des Tierreichs für Sammler.** Die Wirbeltiere (Säugetiere, Vögel, Kriechtiere, Lurche, Fische); die Manteltiere; die Weichtiere; die Gliederfüßler; die Würmer; die Stachelhäuter; die Pflanzen- oder Hohltiere; die Urtiere (Protozoa). — 5. **Die Anlage einer wissenschaftlichen Dauersammlung.** Die Forschsammlung; die Unterrichtssammlung; die Schausammlung. — **Register.**

Vergleichende Physiologie und Morphologie der Spinnentiere

unter besonderer Berücksichtigung der Lebensweise. Von Professor Dr. **Friedrich Dahl.**

Erster Teil: **Die Beziehungen des Körperbaues und der Farben zur Umgebung.** Mit 223 Abbildungen im Text. (VI, 113 S. gr. 8°.)

Preis: 3 Mark 75 Pf.

Das Buch geht zum erstenmal von der außerordentlich wechselnden, oft bei nahe verwandten Arten völlig verschiedenen Lebensweise der Tiere aus, mit anderen Worten, befolgt die biozentrische Methode bis ins einzelne. Von zwei weiteren nachfolgenden Teilen des Buches wird der nächste die Physiologie der Bewegung und der Nerventätigkeit, der dann folgende dritte Teil die Physiologie des Stoffwechsels und der Fortpflanzung enthalten.

Aus dem Leben unserer Stechmücken.

Von Dr. **P. Sack,** Frankfurt a. M. Zweite vermehrte Auflage. Mit 19 Abbildungen im Text. 1912. Preis: 60 Pf.

Hypnose und Katalepsie bei Tieren im Vergleich zur menschlichen Hypnose.

Von **Ernst Mangold,** Dr. med. et phil., a. o. Professor der Physiologie in Freiburg i. Br. Mit 18 Abbildungen im Text. (82 S. gr. 8°.) 1914. Preis: 2 Mark 50 Pf.

Inhalt: Einleitung. — I. **Die sogenannte tierische Hypnose und verwandte Erscheinungen.** 1. Säugetiere und Vögel. 2. Niedere Wirbeltiere: a) Reptilien. b) Amphibien. 3. Wirbellose Tiere: a) Totstellung der Insekten und Spinnen. b) Totstellung und Hypnose bei Krebstieren. c) Katalepsie der Stabheuschrecken. 4. Biologische Bedeutung der tierischen Hypnose. — II. **Bisherige Deutung dieser Zustände.** — III. **Die Hypnose beim Menschen.** — IV. **Psychologische Unterschiede der tierischen und menschlichen Hypnose. Suggestion bei Tieren.** — V. **Eintritt und Dauer der tierischen Hypnose.** 1. Herbeiführung derselben: a) Fördernde Sinnesreize. b) Störende Sinnesreize. c) Verschiedene Disposition. 2. Die Eintrittszeit: Bestimmung derselben. Individuelle Unterschiede. Gewöhnung. Alter. Geschlecht. 3. Dauer der Hypnose: Verschiedene Tierarten. Individuelle Unterschiede. Alter. Persönliche Schwankungen. Gewöhnung. Temperatur. Licht. 4. Das Erwachen aus der Hypnose. — VI. **Physiologische Veränderungen während der tierischen Hypnose.** 1. Veränderungen im Gebiete des Muskelsystems: a) Bewegungslosigkeit. b) Abnahme des Muskeltonus. c) Katalepsie. 2. Vegetative Organfunktionen. 3. Sinnesfunktionen: Gesichts-, Gehörs-, Geruchs- und statischer Sinn. Analgesie. 4. Reflexerregbarkeit. — VII. **Das Zentralnervensystem in seiner Bedeutung für die tierische Hypnose.** 1. Exstirpationsversuche: a) bei Wirbellosen. b) bei Wirbeltieren. 2. Die physiologischen Vorgänge im Zentralnervensystem. Theorie der tierischen Hypnose. — VIII. **Zusammenfassung der Ergebnisse, insbesondere der Übereinstimmungen zwischen tierischer und menschlicher Hypnose.** — Literaturverzeichnis.

Zoologisches Wörterbuch.

Erklärung der zoologischen Fachausdrücke. Zum Gebrauch beim Studium zoologischer, anatomischer, entwicklungsgeschichtlicher und naturphilosophischer Werke. Verfaßt von Prof. Dr. **E. Bresslau** in Straßburg i. E. und Prof. Dr. **H. E. Ziegler** in Stuttgart, unter Mitwirkung von Prof. J. Eichler in Stuttgart, Prof. Dr. E. Fraas in Stuttgart, Prof. Dr. K. Lampert in Stuttgart, Dr. Heinrich Schmidt in Jena und Dr. J. Wilhelmi in Berlin, revidiert und herausgegeben von Professor Dr. **H. E. Ziegler** in Stuttgart. Zweite vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 595 Abbildungen im Text. (XXI, 737 S. gr. 8°.) 1912. Preis: 18 Mark, geb. 19 Mark.

Die erste Auflage des „Zoologischen Wörterbuches" erschien 1907—1910. Wenige Monate nach der Vollendung war das Werk im Buchhandel schon vergriffen. Diese Tatsache beweist die Brauchbarkeit und Nützlichkeit des Buches.

Die zweite Auflage enthält über 5500 Artikel.

Neue Weltanschauung, Heft 2, 1913:

Die gemeinsame Arbeit dieser Herren hat unter der Leitung von Prof. Ziegler ein Werk geschaffen, das des höchsten Lobes würdig ist und das berufen erscheint, der Wissenschaft große Dienste zu leisten. Es erleichtert das Studium selbst schwieriger Fachwerke und macht sie weiteren Kreisen überhaupt erst zugänglich. Möge es auch in seiner neuen Gestalt viele Freunde finden und fleißig benutzt werden.

Aus der Heimat, 5. Heft, 1908:

Wer sich eingehender mit zoologischen Studien abgegeben, ja, wer auch nur eines der vielen naturphilosophischen Werke der Neuzeit mit Nutzen lesen will, braucht ein solches Wörterbuch unbedingt.

Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes.

Beitrag zur Theorie der Licht- und Farbenempfindung auf anatomisch-physikalischer Grundlage. Von Dr. **E. Raehlmann,** Prof. in Weimar. Mit 16 Abbildungen im Text. 1907. Preis: 1 Mark 50 Pf.

Vergleichende Physiologie des Gesichtssinnes.

Von Prof. Dr. **C. v. Hess,** Geheimrat in Würzburg. Mit 3 Tafeln und 45 Figuren im Text. (Abdruck aus Handbuch der vergleichenden Physiologie, herausg. von Hans Winterstein. Bd. IV.) 1912. Preis: 11 Mark.

Die vergleichende Forschung hat beim Studium des Sehorgans sich lange Zeit vorwiegend anatomischen Aufgaben zugewendet. Erst die Arbeiten der letzten Jahre haben gezeigt, daß von der vergleichenden Physiologie des Gesichtssinnes weite und bedeutende Gebiete einer wissenschaftlichen Behandlung in wesentlich größerem Umfange zugängig sind, als bisher vielfach für möglich gehalten wurde. Es ergaben sich neue Befunde und Fragestellungen, die für die Physiologie selbst, wie für manches Nachbargebiet, wohl auch für die vergleichende Psychologie, von Interesse werden können. Aus den neugewonnenen Gesichtspunkten lassen sich alte Irrtümer aufklären, Widersprüche lösen, bis dahin unverständliche Befunde leicht verständlich machen und mit anderen, scheinbar fernabliegenden, verknüpfen. Wegen dieser Wichtigkeit des Gegenstandes und weil sich die Arbeit an einen größeren Kreis von Interessenten aus verschiedenen Disziplinen wendet, ist die Sonderausgabe veranstaltet worden. Neben Physiologen sind es namentlich Ophthalmologen, Zoologen, Psychologen und Physiker, die von der Schrift werden Kenntnis nehmen müssen.

Die Analyse der Empfindungen

und das Verhältnis des Physischen zum Psychischen. Von Dr. **E. Mach,** emer. Professor an der Universität Wien. Sechste, vermehrte Auflage. Mit 38 Abbildungen. 1911. Preis: 5 Mark, geb. 6 Mark.

Inhalt: I. Antimethaphysische Vorbemerkungen. — II. Über vorgefaßte Meinungen. — III. Mein Verhältnis zu R. Avenarius und anderen Forschern. — IV. Die Hauptgesichtspunkte für die Untersuchung der Sinne. — V. Physik und Biologie. Kausalität und Teleologie. — VI. Die Raumempfindungen des Auges. — VII. Weitere Untersuchungen der Raumempfindungen. — VIII. Der Wille. — IX. Eine biologisch-teleologische Betrachtung über den Raum. — X. Beziehungen der Gesichtsempfindungen zueinander und zu anderen psychischen Elementen. — XI. Empfindung, Gedächtnis und Assoziation. — XII. Die Zeitempfindung. — XIII. Die Tonempfindungen. — XIV. Einfluß der vorausgehenden Untersuchungen auf die Auffassung der Physik. — XV. Die Aufnahme der hier dargelegten Ansichten. — Zusätze. — Sachregister. — Namenregister.

Über Polymorphismus und Variationen bei den Ameisen. Von **August Forel.** (Abdr. a. d. Festschrift zum siebzigsten Geburtstage von August Weismann.) 1904. Preis: 1 Mark.

Die Pilzgärten einiger südamerikanischer Ameisen. Von **Alfred Möller.** Mit 7 Tafeln und 4 Holzschnitten im Text. („Botanische Mitteilungen aus den Tropen", hrsg. von Prof. Dr. A. F. W. Schimper. Heft 6.) (Anastatischer Neudruck). 1893. Preis: 7 Mark.

Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen im tropischen Amerika. Von **A. F. W. Schimper.** Mit 3 lithographischen Tafeln. („Botanische Mitteilungen aus den Tropen". Heft 1.) (Anastatischer Neudruck). 1888. Preis: 4 Mark 50 Pf.

Ameisenpflanzen — Pflanzenameisen. Ein Beitrag zur Kenntnis der von Ameisen bewohnten Pflanzen und der Beziehungen zwischen beiden. Von **Ernst Rettig,** Inspektor am botanischen Garten der Universität Jena. (Abdr. a. d. „Beiheften zum Bot. Centralbl." Bd. XIII, hrsg. von Prof. Dr. O. Uhlworm und Prof. Dr. G. Kohl.) 1904. Preis: 80 Pf.

Blumengärten der Ameisen am Amazonenstrome. Von **E. Ule.** 6 Lichtdrucktafeln nach photograph. Aufnahmen und 14 Seiten Text. („Vegetationsbilder", hrsg. von Prof. Dr. G. Karsten in Halle und Prof. Dr. H. Schenck in Darmstadt. III. Reihe, Heft 1.) 4°. 1905. Preis: 4 Mark.

Ameisenpflanzen des Amazonasgebietes. Von **E. Ule.** 6 Lichtdrucktafeln nach photograph. Aufnahmen und 14 Seiten Text. („Vegetationsbilder", IV. Reihe, Heft 1.) 4°. 1906. Preis: 4 Mark.

Zur Kenntnis der Gäste der Treiberameisen und ihrer Wirte am oberen Kongo nach den Sammlungen und Beobachtungen von **P. Herm. Kohl,** C. SS. C., bearbeitet von **E. Wasmann.** Mit 3 Tafeln. (Abdr. a. d. Festschrift zum siebzigsten Geburtstage von August Weismann.) 1904. Preis: 5 Mark.

Über die Geschichte der Tierwelt von Ceylon. Von **Fritz Sarasin.** Mit 6 Karten. (Zoologische Jahrbücher. Supplement XII, Heft 1.) 1910. Preis: 7 Mark.

Die Spiele der Tiere. Von Dr. **Karl Groos,** Professor der Philosophie in Gießen. Zweite umgearbeitete Auflage. (VII, 341 S. 8°.) 1907. Preis: 5 Mark, geb. 6 Mark.

Inhalt: 1. **Die Erklärung des Spiels durch Kraftüberschuß.** — 2. **Das Spiel und die ererbten Dispositionen.** — 3. **Die Spiele der Tiere.** Das Experimentieren. Spiele der Ortsveränderung. Jagdspiele [a) mit der lebenden wirklichen Beute, b) mit der lebenden Scheinbeute, c) mit der leblosen Scheinbeute]. Kampfspiele [a) Neckerei, b) Balgerei unter jungen Tieren, c) spielende Kämpfe unter erwachsenen Tieren]. Baukünste. Pflegespiele. Nachahmungsspiele und soziale Spiele. Neugier. — 4. **Die Spiele der Tiere** (Fortsetzung: die Liebesspiele. Liebesspiele unter jungen Tieren. Bewerbung durch Bewegungskünste. Bewerbung durch das Zeigen auffallender oder schöner Farben und Formen. Bewerbung durch Geräusche und Töne. Das Kokettieren der Weibchen. — **Schlußbetrachtungen. — Register.**

Deutsche Literaturzeitung, Berlin 1896, 6. Juni:

Die Ästhetik zeigt seit einiger Zeit neue Triebe. Man hat ernstlich angefangen, die einfachsten Formen der ästhetischen Erscheinungen zu untersuchen, in der Erkenntnis, daß man nur auf diesem Wege zu einem Verständnisse der verwickelteren und höheren Formen gelangen kann. Das vorliegende Buch gehört zu den besten Arbeiten, die diese neue Richtung hervorgebracht hat, und die Leistung des Verfassers ist um so rühmlicher, als sie ein erster Versuch auf einem bisher fast ganz vernachlässigten Gebiete ist. Denn um die Spiele der Tiere hat sich die Biologie beinahe ebensowenig gekümmert als die Ästhetik. Beide Wissenschaften sind Groos für sein Buch zum Danke verpflichtet.

Der Begriff des Instinktes einst und jetzt. Eine Studie über die Geschichte und die Grundlagen der Tierpsychologie. Von Dr. **Heinrich Ernst Ziegler,** Prof. der Zoologie an der Technischen Hochschule in Stuttgart, der Tierärztlichen Hochschule in Stuttgart und der Landwirtschaftlichen Hochschule in Hohenheim (früher Prof. a. d. Universitäten Freiburg i. Br. und Jena). Zweite verbesserte und vermehrte Auflage. Mit einem Anhang: Die Gehirne der Bienen und Ameisen. Mit 16 Abbildungen im Text und 2 Tafeln. 1910.
Preis: 3 Mark.

Inhalt: Einleitung. — 1. Die Tierpsychologie im Altertum. — 2. Der Instinktbegriff der Kirchenlehre. — 3. Die Gegner der kirchlichen Lehre vom Instinkt. — 4. Der vitalistische Instinktbegriff. — 5. Darwin. — 6. Die Lamarckisten. — 7. Die neuere Tierpsychologie. — 8. Die Unterschiede der instinktiven und der verstandesmäßigen Handlungen. — 9. Die Frage des Bewußtseins und des Gefühls. — 10. Die histologische Grundlage. — 11. Die Unterschiede der Tierseele und der Menschenseele. — Anhang: Die Gehirne der Bienen und Ameisen.

Frankfurter Zeitung vom 20. November 1910:

. . . Es darf als ein Verdienst dieser Schrift bezeichnet werden, wenn der Begriff des „Instinktes" wieder rehabiliert dasteht und in der naturwissenschaftlichen Literatur dank seiner nunmehrigen modernen Fassung verwendbar geworden ist. Die Schrift darf füglich bezeichnet werden als zu dem eisernen Bestande von jenen Büchern gehörig, deren der heutige Naturforscher, speziell der auf biologischem Gebiete tätige, in seiner Bibliothek unbedingt bedarf. Nicht weniger aber dürfte sie seinerseits auch den Philosophen, andererseits den Juristen interessieren, als zuverlässige Informationsquelle über eines der wichtigsten psychologischen Probleme, von größter Tragweite auch für die menschliche Gesellschaft.

Die Geschwindigkeit der Brieftauben. Von Dr. **Heinrich Ernst Ziegler,** Professor extraord. der Zoologie Freiburg i. B. (jetzt in Jena). Mit 1 Textabbildung. 1897. Preis: 75 Pf.

Wanderzug der Vögel. Von **Hans Duncker,** Göttingen. Preisschrift der Petsche-Labarre-Stiftung zu Göttingen. Mit 2 Karten 2 Textfiguren und 1 Tabelle. 1905. Preis: 4 Mark.

Meine Erfahrungen mit den „denkenden" Pferden. Von Professor Dr. **H. v. Buttel-Reepen.** Mit 5 Abbildungen nach photographischen Aufnahmen. (48 S.) 1913. Preis: 1 Mark.

Naturphilosophische Plaudereien. Von **H. Potonié.**
Preis: 2 Mark, geb. 3 Mark.

Inhalt: Vorwort. — Über das Popularisieren. — Naturforscher und Philosophie. — Beschreibung und Erklärung. — Körper und Seele. — Zur Naturgeschichte der Logik. — Antropomorphismus und Logik. — Die Entstehung der Denkformen. — Über den Begriff der Schönheit. — Die Macht der Gewohnheit. — Zur sogenannten Sprachreinigung. — Dogma und Kritik. — Wert des Entwicklungsgedankens. — Wissenschaft und Glauben. — Phantasie und Wissenschaft. — Monismus als Weltanschauung. — Über den Begriff der Zweckmäßigkeit. — Was ist Leben? — Sozialistisches. — Schlußwort. — Register.

Einführung in die Deszendenztheorie. Sechs Vorträge, gehalten von **Karl Camillo Schneider,** a. o. Professor der Zoologie an der Universität Wien. Zweite, erweiterte Auflage. Mit drei Tafeln, einer Karte und 182 teils farbigen Figuren im Text. 1911. Preis: 9 Mark 50 Pf., geb. 10 Mark 50 Pf.

Inhalt: Einleitung. — 1. Indirekte Beweise. A. Anatomische Beweise. — B. Paläontologische Beweise. — C. Abstammung des Menschen. — D. Embryologische Beweise. — E. Tiergeographische Beweise. — 2. Direkte Beweise. Mutation und Sprungvariation. — Darwinismus. A. Künstliche Züchtung. — B. Natürliche Züchtung. — Kritik des Darwinismus. I. II. III. — Hilfshypothesen des Darwinismus. — Erbliche Variation. A. Variabilität. B. Bastardierung. — C. Chromosomenlehre. I. II. III. — D. Degeneration. — E. Korrelation und Amphimixis. I. II. — Lamarckismus. A. Einleitung. — B. Somation (Fortsetzung). — C. Theorie der Somation. I. II. — D. Somation und Mutation. — E. Vererbung erworbener Eigenschaften. — F. Adaptationen. — G. Psycholamarckismus. — H. Modifizierter Psycholamarckismus. — Orthogenesis. A. Morphologisches. — B. Physiologisches. I. II. — C. Schlußbetrachtung. — Literaturverzeichnis. Autoren- und Sachregister.

Hofbuchdruckerei Rudolstadt

UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA
595.79883R C001
DIE RAUMORIENTIERUNG DER AMEISEN UND DAS
3 0112 010065560